



Una especie nueva de *Alsobia* (Gesneriaceae) de Chiapas, México

A new species of *Alsobia* (Gesneriaceae) from Chiapas, Mexico

Nayely Martínez-Meléndez^{1✉}, Rubén Martínez-Camilo^{1,4}, Miguel Ángel Pérez-Farrera¹, Laurence E. Skog² y Fred Barrie³

¹Herbario Eizi Matuda, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, Libramiento Norte Poniente 1150, Col. Lajas Maciel, 29039, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.

²Department of Botany, Smithsonian Institution, P.O. Box 37012, Washington D. C., USA 20013-7012.

³Missouri Botanical Garden, P. O. Box 299, St. Louis, MO, USA. 63166-0299.

⁴El Colegio de La Frontera Sur, Unidad San Cristóbal de Las Casas, Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n, 29290, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.

✉ nayely.martinez@unicach.mx

Resumen. Se describe e ilustra *Alsobia chiapensis*, una nueva especie de Gesneriaceae endémica de Chiapas, México. Esta especie se distingue de las otras 2 especies del género, *A. dianthiflora* y *A. punctata*, por presentar una corola más grande; cáliz linear-lanceolado, entero; pecíolo cuya longitud no rebasa una tercera parte de la lámina de la hoja y características asociadas a su hábitat y hábito. Comparte algunas características del género como el hábito estolonífero y el limbo fimbriado con máculas lilas.

Palabras clave: *Episcia*, Episcieae, especie endémica, Reserva de la Biosfera Selva El Ocote.

Abstract. *Alsobia chiapensis*, a new species from Chiapas, Mexico is described and illustrated. It differs from its 2 congeners by a relatively larger corolla and shorter limb; linear-lanceolate calyx lobes; and petiole less than a third of the length of the leaf blade. The new species shares characteristics found in other species of *Alsobia* such as fimbriate margins on the corolla lobes, and stolons.

Key words: *Episcia*, Episcieae, endemic species, Selva El Ocote biosphere reserve.

Introducción

La familia Gesneriaceae comprende alrededor de 140-150 géneros y 3 500 especies en el mundo (Weber, 2004); en México se registran aproximadamente 26 géneros y 117 especies (Ramírez-Roa y Martínez, 2011). La familia se divide en 2 subfamilias: Cyrtandroideae, con especies que se encuentran principalmente en el viejo mundo, y Gesnerioideae con la mayoría de las especies circunscritas al neotrópico (Skog, 1979; Woo et al., 2011). Las subfamilias se distinguen morfológicamente por caracteres del desarrollo del cotiledón (Burt, 1963). Wiehler (1983) y Clark et al. (2006) mencionan que uno de los problemas críticos de la taxonomía de las gesneriáceas del nuevo mundo tiene que ver con la delimitación genérica y se deriva de una definición inicial vaga del concepto de género. En muchos casos esta confusión aún persiste. Este conflicto genérico es evidente en algunos grupos que conforman la tribu Episcieae, en la cual la monofilia de los

géneros que la integran no ha sido bien estudiada (Wiehler, 1978; Clark et al., 2006). Un ejemplo de lo anteriormente expuesto, se presenta en los géneros *Alsobia* y *Episcia*, cuyas delimitaciones tienen que ver con las características del hábito estolonífero: un estolón por nudo para *Alsobia* y 2 estolones por nudo para *Episcia* (Wiehler, 1978, 1983; Clark et al., 2012). El estolón es una característica conocida únicamente para ambos géneros en la familia Gesneriaceae (Clark et al., 2012). Estudios recientes con técnicas moleculares y de filogenia confirman la separación que propuso Wiehler (1978) de *Alsobia* y *Episcia* (Smith y Carroll, 1997; Smith, 2000; Clark et al., 2006, 2012) e indican que la presencia de estolones es un carácter convergente en ambos géneros (Clark et al., 2012).

Alsobia es un género neotropical propuesto por Hanstein (1854) quien designó como tipo del mismo a la especie *Alsobia punctata* (Lindl.) Hanst. (Basónimo: *Episcia punctata* Lindl.). Esta especie ha sido poco recolectada y es conocida sólo en unas cuantas localidades en Belice, Guatemala, Honduras y México. La otra especie del género es *A. dianthiflora* (H. E. Moore y R. G. Wilson) Wiehler, se distribuye en Costa Rica, El Salvador y México, y se

Recibido: 03 agosto 2012; aceptado: 24 enero 2014

cultiva en algunos países sudamericanos como Brasil y Colombia (Wiehler, 1978).

Como parte de las actividades de un estudio de impacto ambiental de un proyecto hidroeléctrico en la Depresión Central de Chiapas, México, se realizaron exploraciones botánicas y se recolectaron ejemplares de plantas que fueron asignadas al género *Alsobia*. Para confirmar su identidad a nivel de especie, fue necesario dar seguimiento a la floración por un periodo de 2 años. Con la información sobre las características de la flor y otros aspectos relacionados con su hábito y hábitat, además de la comparación con las descripciones y ejemplares de herbario de las otras 2 especies del género, *A. punctata* y *A. dianthiflora*, conocidas hasta el momento, (incluyendo la revisión del isotipo de *A. punctata* depositado en Nationaal Herbarium Nederland [L], concluimos que los especímenes mencionados corresponden a una especie nueva, por lo que aquí se presenta información sobre su morfología, hábitat y distribución.

Descripción

Alsobia chiapensis N. Martínez-Meléndez, L. E. Skog y Pérez-Farrera, sp. nov. Figs. 1-2.

Tipo: México, Chiapas, municipio de Ocozacoautla de Espinosa, camino de terracería al parque ecoturístico El Aguacero, 100 m antes, zona de amortiguamiento de la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote. Altitud 660 m. Bosque tropical caducifolio. 6 de mayo de 2011. *Nayely Martínez-Meléndez y Rubén Martínez-Camilo 2989* (holotipo HEM; isotipos MEXU, MO) Figs. 1-2.

Rupicolous herb; stems erect, cylindrical, 14-45 cm tall, stoloniferous. Leaves ovate-lanceolate, crenate, 4.0-13.5 cm long. Flowers solitary, axillary, infundibuliform, 3.2-4.2 cm long, calyx with linear-lanceolate lobules, 0.8-1.4 × 0.2-0.4, corolla with fimbriate border and purple stains.

Hierba rupícola de 14-45 cm de alto, con un estolón por nudo; tallos cilíndricos, estrigoso-hirsutos a glabros, lisos o un poco ásperos, ligeramente brillosos, grisáceos, con cicatrices foliares evidentes. Hojas caducas, claramente apicales, desiguales, ovado-lanceoladas; láminas de 4.0-13.5 × 2.0-6.6 cm, estrigoso-hirsutas, suculentas cuando frescas e inmaduras, membranáceas o papiráceas cuando secas, base cuneada, ápice agudo, márgenes aserrados, haz verde oscuro y envés verde claro; peciolo ligeramente acanalados, 6-26 cm; nervación eucamptódroma, subasal, imperfecta, vena media y primarios conspicuos en ambos lados, nervios primarios 6 a 7. Flores solitarias, axilares, infundiliformes, estrigoso-hirsutas, de (2.3-)3.2-4.2 cm de largo; pedicelos verdes claros, de 0.6-1.2 cm, estrigoso-hirsutos; cáliz verde, con 5 lóbulos iguales, de 0.8-1.4 ×

0.2-0.4 cm, lóbulos linear-lanceolados, estrigoso-hirsutos, enteros, ápice acuminado; corola blanca cremosa, recta, gibosa en la mitad distal, de 0.6-1 cm de diámetro; limbo oblicuo con máculas lilas, con 5 lóbulos, ovados, fimbriados, de 0.5 cm; el lóbulo medio inferior más grande y con los cilios más largos, de 0.9 × 1.8 cm; cilios de 0.2-0.3 cm de largo; androceo de 4 filamentos epipetalos, de 1.4-1.6 cm de largo; anteras de 0.15 × 0.10 cm, bilobadas; gineceo con ovario súpero, hirsuto, de 2.4 cm de largo, estilo glabro; disco con un nectario dorsal. Fruto una cápsula bivalvada, de 0.5-0.7 × 0.3-0.6 cm, ovoide, hirsuta; semilla oblonga, de 0.2 × 0.07 cm, estriada, negra a parda (Fig. 1).

Paratipos. **México.** Chiapas. Municipio. Copainalá: cañada Tres Picos, 219 m, 21 de mayo de 2009, *Nayely Martínez-Meléndez y Rubén Martínez-Camilo 2520, 2579* (HEM). Municipio de Ocozacoautla de Espinosa: camino de terracería al parque ecoturístico el Aguacero, zona de amortiguamiento de la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, 468 m, bosque tropical caducifolio, 15 de octubre de 2009, *Nayely Martínez-Meléndez y Rubén Martínez-Camilo 2800* (HEM); río La Venta, el Aguacero, 750 m, 3 de agosto de 1989, *Abisai García-Mendoza y E. Martínez 4191* (MEXU); 13 km E, then N on road to Aguacero, along river, 630-700 m, *Michael J. Huft, E. Cabrera y R. Torres 2246* (MEXU, MO); canyon at the head of the río La Venta at the Chorreadero near Derna, *Dennis E. Breedlove 27390* (DS, MO, US), *Dennis E. Breedlove y C. Burns 72620* (CAS). Municipio San Fernando: cañada Muñiz, paredes a orilla del río Grijalva, 432 m, 21 febrero 2008, *J. A. Espinosa-Jiménez 656* (HEM). Cultivated: Smithsonian Botany Greenhouse accession 94-005, grown from the seeds collected as part of the gathering by Breedlove and Burns 72620, *Laurence E. Skog 7688* (US).

Resumen taxonómico

Distribución y hábitat. *Alsobia chiapensis* es, hasta donde sabemos, endémica de la Depresión Central y de los límites de las Montañas del Norte de Chiapas de acuerdo con la clasificación fisiográfica para Chiapas propuesta por Müllerried (1957). La localidad ubicada sobre el río La Venta, centro ecoturístico el Aguacero, se ubica en la zona de amortiguamiento de la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote; las otras localidades: cañada Tres Picos y Muñiz se localizan en los límites de la Depresión Central y las Montañas del Norte. Las localidades se ubican en zonas con un relieve característico de mesetas kársticas y peculiaridades geomorfológicas con una variedad de cavidades, simas, sumideros, sistemas cavernarios y cañones (Semarnat, 2001).

Alsobia chiapensis es una hierba que crece en las grietas de paredes de rocas kársticas con inclinaciones casi verticales, cercanas a ríos y arroyos. El hábitat es un paisaje dominado por bosque tropical caducifolio. Los árboles

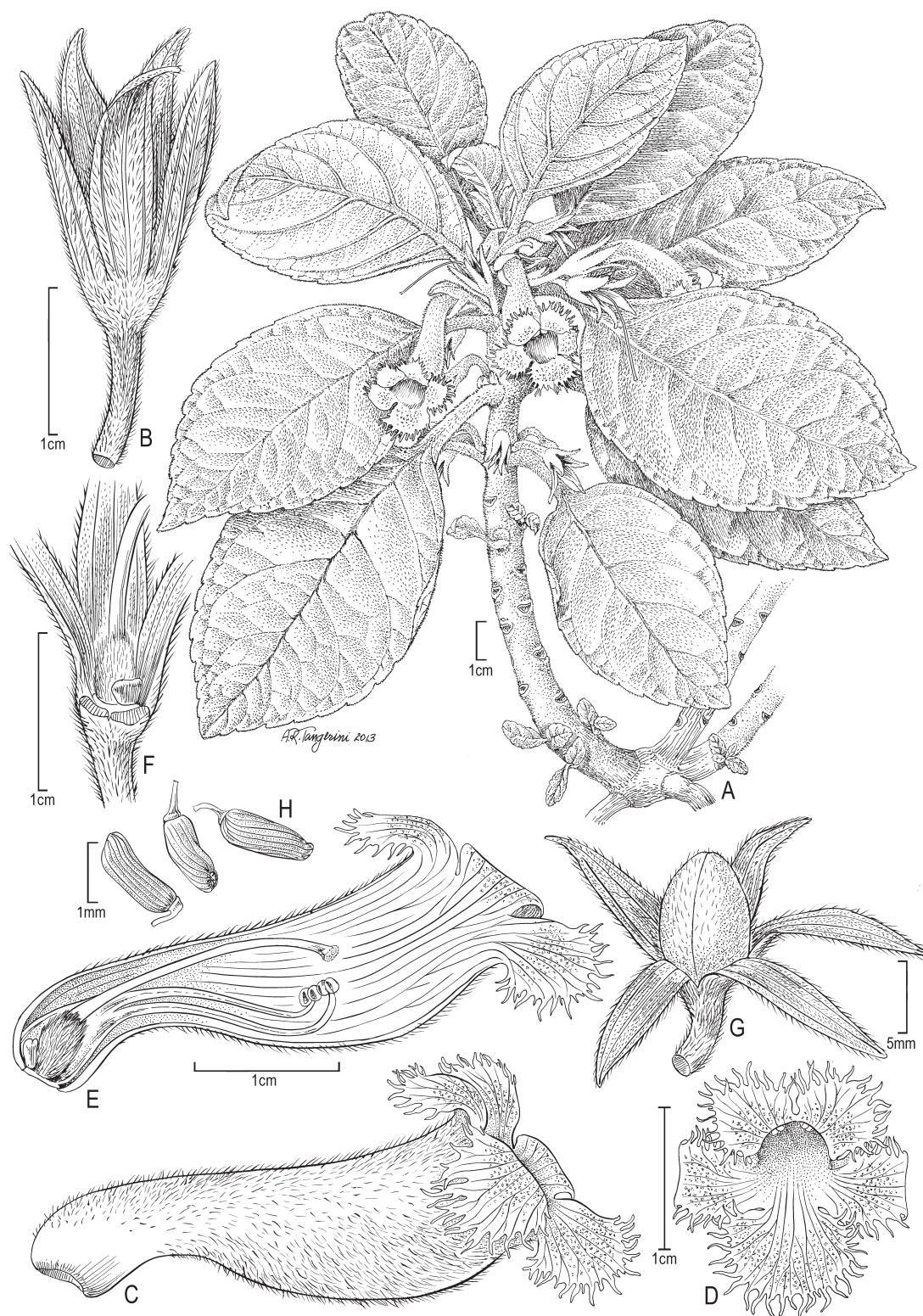


Figura 1. A, hábito; B, cáliz; C, corola; D, limbo de la corola; E, corte longitudinal de la corola mostrando el pistilo y los estambres; F, cáliz abierto mostrando el nectario; G, fruto inmaduro; H, semillas. A-F, de ejemplar cultivado, *Skog 7688* (US); G-H, from *Breedlove y Burns 72620* (CAS).

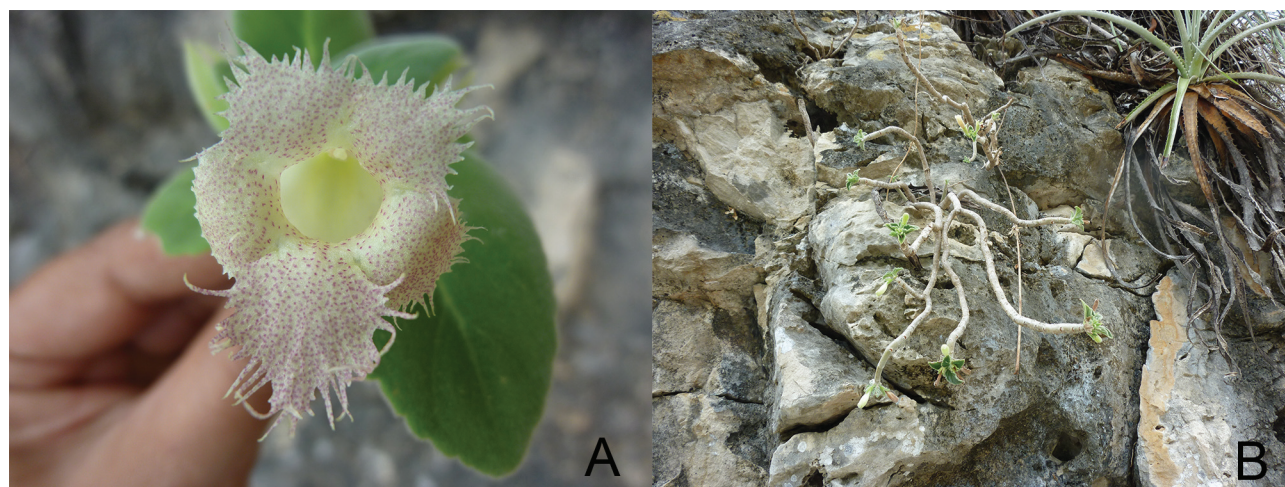


Figura 2. A, flor de *Alsobia chiapensis*; B, hábitat de un individuo adulto de *A. chiapensis* en la localidad tipo. Fotografías por Nayely Martínez-Meléndez.

crecen en zonas con pendientes menores y forman un dosel superior de 6-12 m, éstos son: *Acaciella angustissima* (Mill.) Britton y J. N. Rose, *Acacia* spp. (Fabaceae), *Bursera ariensis* (Kunth) McVaugh y Rzed., *B. simaruba* (L.) Sarg. (Burseraceae), *Cochlospermum vitifolium* (Willd.) Spreng. (Cochlospermaceae), *Comocladia guatemalensis* Donn. Sm. (Anacardiaceae), *Clusia* sp. (Clusiaceae), *Hauya elegans* DC. (Onagraceae), *Ficus insipida* Willd. (Moraceae) y *Pseudobombax ellipticum* (Kunth) Dugand (Bombacaceae). Las especies herbáceas y arbustivas más frecuentes son *Agave grijalvensis* B. Ullrich (Agavaceae), *Anthurium schlehtendalii* Kunth, *A. huixtlense* Matuda (Araceae), *Cnidoscolus aconitifolius* (Euphorbiaceae), *Hechtia glomerata* Zucc. (Bromeliaceae) y *Opuntia* sp. (Cactaceae).

Fenología. La floración se ha observado desde abril hasta junio y la fructificación en octubre.

Etimología. El epíteto hace referencia al estado de Chiapas, considerado uno de los estados más biodiversos de México.

Comentarios taxonómicos. Se identificaron ejemplares de *A. chiapensis* originalmente como *A. punctata*, especie con la que muestra mayor semejanza. Las características morfológicas relevantes para distinguir a ambas especies son (Cuadro 1): *A. chiapensis* tiene una corola más grande (3.2-4.2 cm) respecto a la de *A. punctata* (2.5-3 cm); *A. punctata* presenta lóbulos del cáliz desiguales y más anchos, de forma elíptica a espatulada y con los bordes crenados, en contraste, *A. chiapensis* tiene lóbulos del cáliz iguales, linear-lanceolados y con los bordes enteros; en *A. punctata* el largo del peciolo es igual o mayor que el de la lámina de la hoja, en tanto que en *A. chiapensis* el

peciolo nunca es más largo que la tercera parte del largo de la lámina; respecto al hábito, *A. chiapensis* se encontró rupícola y presenta los tallos erectos y *A. punctata* y *A. dianthiflora* son epífitas y con los tallos colgantes. Las fimbrias de *A. punctata* son relativamente más pequeñas que las de *A. chiapensis*, y las fimbrias de esta última son más parecidas a las de *A. dianthiflora*. Las diferencias más importantes entre *A. dianthiflora* y *A. chiapensis* tienen que ver con el tamaño de la flor y de las hojas, siendo ambas estructuras más pequeñas en *A. dianthiflora*.

Algunas características que comparte *A. chiapensis* con las otras 2 especies del género son: la forma de la flor, las máculas lilas presentes en la corola y las fimbrias (*fringes*) divididas. El estudio filogenético de *A. chiapensis* con las otras 2 especies de *Alsobia*, utilizando muestras del ejemplar *Nayely Martínez-Meléndez y Rubén Martínez-Camilo* 2579 (HEM), mediante análisis moleculares; técnicas de secuenciación de ADN del cloroplasto e ITS [Internal Transcribed Spacer]; indican que *A. chiapensis* es diferente de las otras especies, apoyando su condición de única en el género *Alsobia* (J. F. Smith, 2011, datos no publicados). Con la descripción de esta nueva especie de Chiapas, se eleva el número de especies conocidas de Gesneriaceae para México a 118 (Ramírez-Roa y Martínez, 2011) y el de las especies de *Alsobia*, se incrementa a 3.

El número de individuos de *A. chiapensis* encontrados en las localidades es muy limitado y su rango de distribución no va más allá de los límites de las cañadas en las que se encuentran. Una de las localidades se ubica en la zona de amortiguamiento de la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote. Se sugieren estudios poblacionales para

Cuadro 1. Comparación de algunas características; morfológicas, de hábito y de hábitat; útiles para separar *Alsobia chiapensis* de *A. dianthiflora* y *A. punctata*

Carácter	<i>A. chiapensis</i>	<i>A. dianthiflora</i>	<i>A. punctata</i>
Forma y largo (cm) de la lámina de la hoja	ovado-lanceoladas, 4.0-13.5	ovado-elíptica, 1.2-4	ovado-romboidea, 4.3-7.5
Presencia de hojas diminutas en los nudos de los tallos	no	Si	si
Largo del pecíolo (cm) y tamaño respecto al de la lámina de la hoja	1.6-3.4; no más largo que una tercera parte de la longitud de la lamina	≤4; desconocido	2.7-4.2; frecuentemente la mitad o dos terceras partes del largo de la lámina de la hoja
Forma y largo (cm) de los lóbulos del cáliz	iguales, linear-lanceolado, 0.8-1.6 x 0.2 x 0.4	linear, 0.8-1	desiguales, elíptico-espatulado, 1.4-1.9 x 0.4-0.6
Margen lóbulo del cáliz	entero	entero	crenado
Color y largo de la corola (cm)	blanca, a veces moteado de morada en el interior, de (2.3-)3.2-4.2	blanca, a veces moteado de morado en el interior, hasta 3	blanca-pálida, a veces moteado de morado en el interior, 2.5-3 cm
Hábito y hábitat	rupícola, tallos no péndulos; bosque tropical caducifolio	epífita, tallos péndulos; bosque tropical perennifolio (bosque pluvial)	epífita, tallos péndulos; bosque tropical perennifolio o bosque de montaña
Distribución	México (Chiapas)	México (Guerrero) y Costa Rica	Guatemala y México? (Colima y Guadalajara)

evaluar el estado de conservación de la especie; aunque posiblemente amerite su inclusión en alguna categoría de riesgo por presentar un rango de distribución reducido y con requerimientos de hábitat específicos.

Agradecimientos

Se agradece a la Comisión Federal de Electricidad (CFE) por el apoyo financiero; a Andrew P. Vovides, Martha Martínez-Gordillo y James F. Smith por sus comentarios y sugerencias al manuscrito; a 2 revisores anónimos por sus invaluable correcciones y sugerencias. A Alice Tangerini por la ilustración. A Angelita López-Cruz, Anahí Espinosa-Jiménez, Jorge Martínez-Meléndez, Manuel Martínez-Meléndez y Nadia C. Gutiérrez quienes apoyaron en las recolectas y procesamiento de los ejemplares. A los curadores de los herbarios CHIP y MEXU por el acceso a sus colecciones y, especialmente, al curador del herbario L por el préstamo del isotipo de *Alsobia punctata*.

Literatura citada

Burt, B. L. 1963. Studies on the Gesneriaceae of the Old World XXIV. Tentative keys to the tribes and genera. Notes Royal Botanical Garden Edinburgh 24:205-220.
Clark, J. L., P. S. Herendeen, L. E. Skog y E. A. Zimmer. 2006. Phylogenetic relationships and generic boundaries in the Episcieae (Gesneriaceae) inferred from nuclear, chloroplast, and morphological data. Taxon 55:313-336.

Clark, J. L., M. M. Funke, A. M. Duffy y J. F. Smith. 2012. Phylogeny of a neotropical clade in the Gesneriaceae: more tales of convergent evolution. International Journal of Plant Sciences 173:894-916.
Hanstein, J. 1854. Die Gesneraceen des Königlichen Herbariums und der gärten zu Berlin, nebst beobachtungen über die familie im ganzen. Linnaea 26:145-216.
Müllerried, F. K. 1957. La geología de Chiapas. Gobierno del Estado de Chiapas, Tuxtla Gutiérrez. 180 p.
Ramírez-Roa, A. y E. Martínez. 2011. *Chrysothemis* y *Episcia* (Gesneriaceae: Gesnerioideae: Episcieae), registros nuevos para la flora nativa de México. Revista Mexicana de Biodiversidad 82:762-766.
Semarnat (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2001. Programa de manejo de la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote. Ocozocoautla de Espinosa, México. 144 p.
Skog, L., 1979. Gesneriaceae, family 175. In Flora of Panama, part IX, R. E. Jr. Woodson y R.W. S. Shery (eds.). Annals of the Missouri Botanical Garden 65:783-998.
Smith, J. F. 2000. Phylogenetic resolution within the tribe Episcieae (Gesneriaceae): congruence of ITS and *ndhF* sequences from parsimony and maximum-likelihood analyses. American Journal of Botany 87:883-89.
Smith, J. F. y C. L. Carroll. 1997. A cladistic analysis of the tribe Episcieae (Gesneriaceae) based on *ndhF* sequences: origin of morphological characters. Systematic Botany 22:713-725.
Weber, A. 2004. Gesneriaceae. In The families and genera of vascular plants, vol. 7, Dicotyledons: Lamiales (except Acanthaceae incl. Avicenniaceae), K. Kubitzki (ed.). Springer Verlag, Berlin. p. 63-158.
Wiehler, H. 1978. The genera *Episcia*, *Alsobia*, *Nautilocalyx*, and *Paradrymonia* (Gesneriaceae). Selbyana 5:11-60.

- Wiehler, H. 1983. A synopsis of the neotropical Gesneriaceae. *Selbyana* 6:1-219.
- Woo, V. L., J. F. Smith, M. M. Funke y P. J. Garnock-Jones. 2011. Phylogenetic relationships in Coronanthereae (Gesneriaceae) reveal multiple introductions from South America into the Pacific. *International Journal of Plant Sciences* 172:434-457.



Inventario de invertebrados de la zona rocosa intermareal de Montepío, Veracruz, México

Inventory of invertebrates from the rocky intertidal shore at Montepío, Veracruz, Mexico

Aurora Vassallo, Yasmín Dávila, Nelia Luviano, Sara Deneb-Amozurrutia, Xochitl Guadalupe Vital, Carlos Andrés Conejeros, Leopoldo Vázquez y Fernando Álvarez✉

Colección Nacional de Crustáceos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-153, 04510 México, D. F., México.
✉ falvarez@unam.mx

Resumen. Se presenta el registro de las especies de invertebrados marinos que habitan la costa rocosa intermareal de Montepío, Veracruz, identificados hasta ahora. La información se obtuvo de las colectas realizadas en los últimos 10 años por parte de la Colección Nacional de Crustáceos y los registros adicionales se obtuvieron de la información publicada. El listado de especies incluye las formas de vida en relación con el sustrato, criptofauna o epifauna, así como su tipo de distribución en las 2 principales regiones zoogeográficas marinas para el golfo de México: Carolineana y Caribeña; se incluyen también las especies que sólo se encuentran en el golfo de México. El listado incluye 195 especies pertenecientes a 9 grupos, de los cuales Crustacea es el más diverso con 73 especies, seguido por Mollusca con 69 y Echinodermata con 18; los grupos con menor riqueza específica fueron: Chelicerata con 2 especies y Platyhelminthes y Sipuncula con una sola especie cada grupo. Del total de especies 74 son nuevos registros de localidad y 7 nuevos registros para Veracruz. Para la porción mexicana del golfo de México se han reportado 5 517 especies de invertebrados, y se estima entonces que el 3.5% de este total se puede encontrar en Montepío. La epifauna presentó mayor riqueza específica (70%) que la criptofauna (30%), que se compone principalmente de moluscos, poliquetos y sipunculidos. Se observó una mayor afinidad tropical en la composición de especies obtenida; sin embargo, un número importante de especies presenta una afinidad subtropical o Carolineana (86) y 51 especies se distribuyen únicamente en el golfo de México.

Palabras clave: zona intermareal, costa rocosa, riqueza específica, provincias zoogeográficas marinas, golfo de México.

Abstract. A list of the marine invertebrate species identified until now from the rocky intertidal shore at Montepío, Veracruz, is presented. The information was obtained from 10 years of collections made by the Colección Nacional de Crustáceos and additional records were compiled from published information. The species list includes the life form in relation to the substrate, epifauna or criptofauna, as well as its type of distribution considering the 2 main zoogeographic provinces recognized for the Gulf of Mexico: Carolinean and Caribbean; the species found only in the Gulf of Mexico are also noted. The list includes 195 species belonging to 9 groups of which Crustacea is the most diverse with 73 species, followed by Mollusca with 69 and Echinodermata with 18; the less diverse groups were Chelicerata with 2 species and Platyhelminthes and Sipuncula with 1 species each. Seventy-four species represent new locality records and 7 are new records for Veracruz. A total of 5 517 invertebrate species have been reported for the Mexican portion of the Gulf of Mexico, thus 3.5% of this total can be found in Montepío. More species were part of the epifauna (70%) than the criptofauna (30%) which is composed mainly by molluscs, polychaetes and sipunculids. A larger tropical affinity was observed in the obtained species composition; however, an important number of species are more subtropical or Carolinean (86) and 51 species occur only in the Gulf of Mexico.

Key words: catalogue, intertidal, rocky shore, species richness, marine zoogeographic provinces, Gulf of Mexico.

Introducción

La zona rocosa intermareal (ZRI) es un hábitat propicio para el establecimiento de una gran variedad de

invertebrados porque ofrece un sustrato en el que se crean espacios y microambientes que pueden ser rápidamente colonizados. Además de la complejidad estructural dada por el sustrato, posee una heterogeneidad temporal a varias escalas, al ser un lugar sujeto a diversos cambios en las condiciones de temperatura, luz, pH, humedad y salinidad

Recibido: 14 octubre 2013; aceptado: 05 febrero 2014

(Britton y Morton, 1989). La ZRI es un hábitat que también puede verse como un sistema con estabilidad temporal, ya que el sustrato rocoso puede persistir por largo tiempo (Salazar-Vallejo y González, 1990).

Los organismos que se establecen en la ZRI pueden clasificarse como criptofauna o epifauna. La criptofauna son aquellos animales que se mimetizan y/o esconden en el sustrato mediante su coloración, aspecto o comportamiento (Raffaelli y Hawkins, 1999; Galván-Villa, 2011). En la ZRI las especies de la criptofauna pueden clasificarse a su vez como anidadoras u horadoras, dependiendo de si generan oquedades en la roca o solamente llegan a ocupar los espacios disponibles (Moran y Reaka-Kudla, 1991a). El balance entre estos 2 tipos de especies puede ser interpretado de diferentes maneras para conocer el estado de la comunidad (Reaka-Kudla, 2001).

La epifauna la componen aquellos organismos que viven en la superficie de las rocas, ya sea adherida o moviéndose libremente sobre ella (Sarmiento et al., 2000). En los pocos inventarios de invertebrados intermareales hechos en México no se ha hecho la distinción entre criptofauna y epifauna.

Los inventarios de invertebrados en la ZRI que se han llevado a cabo en México son en casi su totalidad sobre un phylum o grupo biológico específico (e. g., Hernández et al., 2010). Al realizarse inventarios sobre un solo grupo quedan preguntas interesantes acerca de las interacciones entre distintos phyla, así como la diversidad y densidad reales que se presentan en los sitios estudiados. Es posible que los cambios en diversidad y densidad de un grupo estén asociados a las fluctuaciones de otro grupo totalmente distinto que genera espacios o sustratos habitables o que indirectamente compite con el grupo de interés. De esta manera, el siguiente paso en el estudio de los invertebrados de la ZRI debería ser el utilizar un enfoque en el cual se evalúen las poblaciones de varios grupos o phyla simultáneamente. Este estudio tiene como propósito el hacer disponible la información de la mayoría de los invertebrados de la ZRI de una localidad como Montepío, en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México, que ha sido estudiada intensamente durante la última década (Álvarez et al., 1999, 2011; Valero-Pacheco et al., 2007; Hernández y Álvarez, 2007; Celis y Álvarez, 2008; Argüelles et al., 2009, 2010; Hernández et al., 2010, 2012).

La zona del Atlántico oeste que abarca el golfo de México, está zoogeográficamente dividida, siguiendo el enfoque más conservador, en 2 provincias: Carolineana, que incluye las aguas estadounidenses del golfo de México hasta Cabo Rojo en la laguna de Tamiahua, Veracruz y Caribeña, que incluye al Caribe mexicano, y que se extiende al sur desde los cabos Cañaveral y Romano en

Florida y Cabo Rojo, en México, hacia el límite norte del delta del río Orinoco, Venezuela (Córdova et al., 2009). Dentro del golfo de México se han propuesto otras provincias, pero éstas se basan en un solo grupo biológico (e. g., crustáceos decápodos; Boschi, 2000) y por lo tanto, no se toman aquí en cuenta. En realidad la parte mexicana del golfo de México puede considerarse como una gran zona de transición entre la fauna tropical y la subtropical o templada, aunque algunos autores fijen límites más precisos (Briggs, 1974).

Los estudios en nuestro país sobre invertebrados son muy amplios. Sin embargo, los listados de especies que incluyen diversos grupos son pocos. Un enfoque es el de catalogar a los diferentes grupos biológicos por separado, por ejemplo, Felder y Camp (2009) que han compilado la diversidad de la biota del golfo de México, y otro, como el del presente estudio, es el de catalogar el mayor número de especies de una sola localidad.

Este estudio busca registrar todas las especies de invertebrados marinos que habitan la costa rocosa intermareal de Montepío, Veracruz. El presente estudio es único en su tipo, ya que no se ha realizado algo similar para ninguna localidad costera de México en donde se considere a diversos taxa de invertebrados marinos, por lo cual, las comparaciones quedan pendientes. Este listado incluye grupos que han sido poco estudiados en este ambiente como Platyhelminthes, Sipuncula y Pycnogonida, que no habían sido previamente estudiados en la zona.

Materiales y métodos

Área de estudio. La playa rocosa de Montepío se ubica en el municipio de San Andrés Tuxtla, Veracruz (18°28'31" N, 95°17'58" O) (Fig. 1). Se encuentra situada en el sur del golfo de México, abarca la parte tropical meridional

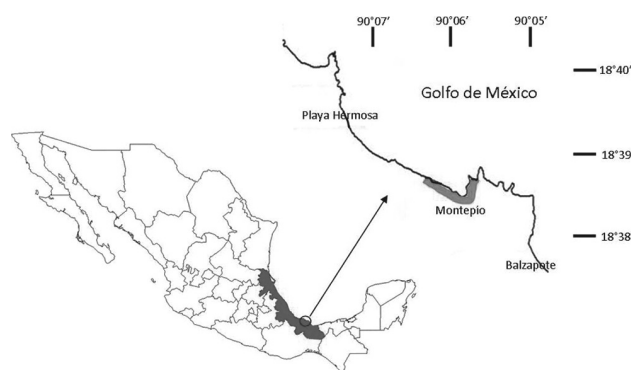


Figura 1. Área de estudio Montepío, Veracruz, México. Tomado de Inegi, 2003.

del golfo y se considera una cuenca semicerrada con corrientes tropicales (Wilkinson et al., 2009). Es una zona costera formada por la desembocadura de los ríos Col y Máquinas. En esta zona el aporte de materia orgánica se sedimenta sobre roca basáltica proveniente del volcán San Martín (Álvarez et al., 1999), por lo tanto, la zona es rica en nutrientes, aunque el agua presente turbidez por la influencia de los ríos (Hernández y Álvarez, 2007). La comunidad de invertebrados se desarrolla sobre un antiguo derrame de lava que penetra al mar cerca de 60 m a partir de la playa con profundidades de hasta 1.5 m.

En la zona, la temperatura de la superficie marina promedio es de 24 a 25° C en invierno y de 28 a 28.5° C en verano, con una precipitación anual de más de 4 500 mm. Aun cuando llueve todo el año, hay una época de lluvias que va de junio a febrero; una época de secas de marzo a mayo y otra en que se generan frentes fríos conocidos como “nortes” de octubre a marzo (Hernández et al., 2010). El régimen de mareas en esta región es mixto y diurno (Salas-De León y Monreal-Gómez, 1997; Wilkinson et al., 2009), con una amplitud máxima de cerca de 30 cm.

Construcción del listado. La información sobre la presencia de las especies en Montepío se compiló a partir de las colectas realizadas en los últimos 10 años por parte de la Colección Nacional de Crustáceos (CNCR) del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México y se complementó con información de las especies registradas para esta localidad de diversas fuentes bibliográficas. Se comprobó la sistemática de cada grupo empleando bases de datos digitales: EOL, ITIS, OBIS, WoRMS; Appeltans, et al., 2012; y la literatura correspondiente para corregir sinonimias y usar el arreglo taxonómico más actual. Se identificaron organismos que se encontraban en la CNCR, pero que no habían sido revisados con ayuda de las claves correspondientes (Abbott, 1974; García-Cubas, 1981; Child, 1992; Abbott y Morris, 1995; Álvarez et al., 1999; Veron, 2000a, 2000b, 2000c; Varela et al., 2002; García-Cubas y Reguero, 2004; Durán-González et al., 2005; González-Muñoz, 2005, 2009; Valdés et al., 2006; De León-González et al., 2009).

El listado de especies incluye información acerca de si los organismos pertenecen a la criptofauna o a la epifauna. Estos datos se obtuvieron de los datos de colecta y, en su caso, de la fuente bibliográfica de donde se obtuvo el registro. Asimismo, se distingue la afinidad zoogeográfica de la especie considerando su intervalo de distribución y las 2 principales provincias zoogeográficas marinas reconocidas para el golfo de México: Carolineana y Caribeña. Se destacan también las especies que sólo se encuentran en el golfo de México.

Resultados

El listado actual de los invertebrados de la zona rocosa intermareal de Montepío, Veracruz incluye 195 especies pertenecientes a 9 grupos taxonómicos, de los cuales Crustacea es el más diverso con 73 especies, seguido por Mollusca con 69 y Echinodermata con 19. Los grupos con menor riqueza específica fueron Chelicerata con 2 especies, así como Platyhelminthes y Sipuncula con 1 sola especie en cada uno (Cuadro 1; Fig. 2).

En cuanto a los hábitos de vida se encontró una mayor cantidad de especies pertenecientes a la epifauna (139 spp.) que a la criptofauna (57 spp.), en donde Crustacea presentó 30 especies, Mollusca 11, Annelida 14, Platyhelminthes 1 y Sipuncula 1 (Cuadro 2).

Se observó que la mayoría de los organismos encontrados son afines a la provincia Caribeña (Fig. 3). Sin embargo, también hay una influencia de la provincia Carolineana y del golfo de México en la distribución de la especies, describiendo una vez más que esta región occidental del golfo de México es una gran zona de transición.

Del total de especies registradas destacan 74 nuevos registros para la zona de estudio, distribuidos de la siguiente manera: Cnidaria 11, Platyhelminthes 1, Annelida 9, Mollusca 34 y Echinodermata 19 (Cuadro 2). Asimismo, se tienen 7 nuevos registros para Veracruz: Sipuncula 1 (*Antillesoma antillarum* [Grube, 1858]); Chelicerata 2 (*Achelia sawayai* Marcus, 1940, *Anoplodactylus californicus* Hall, 1912) y Mollusca 4 (*Busycon perversum* [Conrad, 1840], *Nassarius albus* [Say, 1826], *Leucozonia ocellata* [Gmelin, 1791], *Hastula hastata* [Gmelin, 1791]). Conforme avance el estudio de esta comunidad el número de registros únicos aumentará, ya que en 33 casos los organismos solamente pudieron ser identificados a nivel de género y entre éstos hay varias especies nuevas por describir.

Cuadro 1. Representación por orden, familia, género y especies de cada phylum registrado en la zona intermareal de Montepío, Veracruz

	Orden	Familia	Género	Especie
Porifera	4	6	6	6
Cnidaria	4	8	10	11
Platyhelminthes	1	1	1	1
Annelida	4	7	10	14
Sipuncula	1	1	1	1
Crustacea	4	27	42	73
Pycnogonida	1	2	2	2
Mollusca	10	38	53	69
Echinodermata	9	16	17	18
Total	38	106	142	195

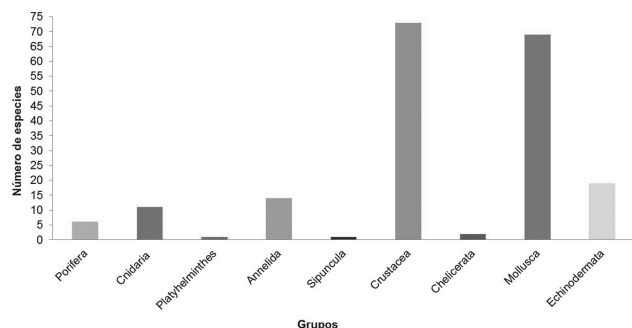


Figura 2. Número de especies de cada grupo taxonómico registrado en Montepío, Veracruz, México.

Discusión

Para situar en un contexto útil la información generada, se pueden citar otros inventarios como el de Felder y Camp (2009), quienes registraron para la porción mexicana del golfo de México 5 517 especies de invertebrados de los grupos taxonómicos que aquí se documentan. A partir de esta cifra se estima que el 3.5% de esta riqueza puede encontrarse en la comunidad de invertebrados marinos de la ZRI de Montepío, en tan sólo un área de aproximadamente 1 ha y, considerando profundidades de

0 a 1.5 m. Este cálculo da idea de la importancia de conservar pequeñas comunidades que pueden albergar una diversidad considerable.

La estructura de la comunidad de Montepío depende de los cambios estacionales, ya que la época de nortes influye en la abundancia de algas, las cuales brindan alimento y refugio a diversas especies de invertebrados (Tait y Dipper, 1998). Estudios previos en esta localidad registraron que un 39% de las especies de crustáceos se reemplazan de un mes a otro, lo cual demuestra una fuerte influencia de los cambios estacionales en la estructura de la comunidad (Hernández y Álvarez, 2007). Adicionalmente, el intenso y constante reemplazo de especies deja ver que para obtener un mejor inventario hay que muestrear durante varios años para poder registrar a las especies raras que aparecen brevemente en la localidad.

Los grupos con mayor número de especies fueron Crustacea, seguido de Mollusca y Echinodermata. Los crustáceos son organismos unitarios que se distribuyen a lo largo de la zona intermareal y son favorecidos por la época de nortes, donde se asientan y reclutan especies raras. Los moluscos poseen una diversidad de formas considerable, colonizan todo tipo de ambientes y ciertas especies son muy tolerantes a cambios violentos (Brusca y Brusca, 2003; Moretzsohn et al., 2009). Es por ello que son capaces de utilizar y crear espacios en la roca y mantenerse ahí. Los equinodermos participan en la regulación de las poblaciones, son los principales competidores por espacio y alimento, además de ser importantes depredadores (Reaka, 1985, 1987).

En cuanto al tipo de hábitat, la epifauna presentó una mayor riqueza específica, probablemente debido a que la heterogeneidad de este microambiente proporciona una mayor variedad de espacios disponibles. En Montepío el espacio habitable dentro de la ZRI está dado por una concreción que se produce tomando como base un derrame de lava, de tal manera que se crea una capa de alrededor de 10 cm que los organismos pueden colonizar. Esto contrasta con otros sustratos, como el de pedacería de coral o el mismo coral vivo, que pueden ser bioerosionados y perforados por una variedad de organismos (Moran y Reaka-Kudla, 1991b; Gischler y Ginsburg, 1996). La concreción de la ZRI de Montepío está formada principalmente por esponjas, algas incrustantes, conchas de moluscos, tubos de anélidos y granos de arena. De esta manera, la matriz en donde vive la criptofauna es limitada y se observa una mayor diversidad de la epifauna.

En el Atlántico oeste se observa que muchas especies litorales tienen una amplia distribución, abarcando del extremo norte en la región de las Carolinas, en los Estados Unidos, al extremo sur, alcanzando el sur de Brasil (Briggs, 1974). Dentro de esta gran región existe un componente de

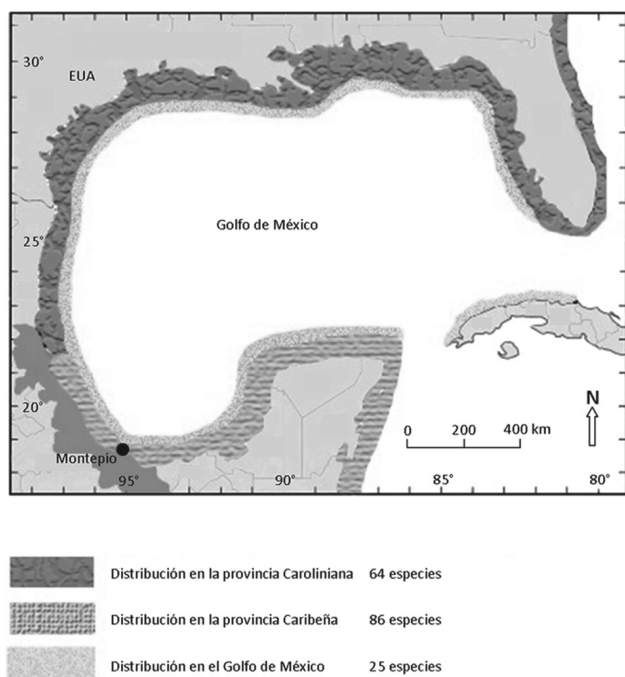


Figura 3. Distribución y número de especies encontradas en las provincias Carolineana y Caribeña (Tropical), así como la distribución en el golfo de México.

Cuadro 2. Lista de especies de invertebrados registrados en la zona intermareal de Montepío, Veracruz, México. En la primera columna se presenta la ubicación taxonómica de las especies, sin incluir todas las categorías existentes para dar uniformidad a la información. La segunda columna se refiere a si la especie es parte de la epifauna (E) o de la criptofauna (C). La tercera columna registra la afinidad biogeográfica de la especie: carolineana (C), tropical-caribeña (T) o si se distribuye dentro del golfo de México (G) con una afinidad biogeográfica incierta. La cuarta columna indica si el registro es nuevo para la localidad (L), para Veracruz (V) o para el golfo de México (G). La quinta columna es la fuente, y se cita la referencia donde se cita la especie o aparece un * si es un dato de este estudio

<i>Especie</i>	<i>Forma de vida</i>	<i>Afinidad</i>	<i>Registro</i>	<i>Fuente</i>
Phylum Porifera Grant, 1836				
Clase Demospongiae Sollas, 1885				
Orden Spirophorida Bergquist y Hogg, 1969				
Familia Suberitidae Schmidt, 1870				
<i>Aptos pernucleata</i> (Carter, 1870)	E	C, T		Gómez-López, 2011
Familia Tetillidae Sollas, 1886				
<i>Acanthotetilla gorgonosclera</i> van Soest, 1977	E	T		Gómez-López, 2011
Orden Hadromerida Topsent, 1894				
Familia Niphatidae van Soest, 1980				
<i>Amphimedon compressa</i> Duchassaing y Michelotti, 1864	E	T		Gómez-López, 2011
Familia Callyspongiidae de Laubenfels, 1936				
<i>Callyspongia eschrichtii</i> Duchassaing y Michelotti, 1864	E	T		Gómez-López, 2011
Orden Astrophorida Sollas, 1887				
Familia Geodiidae Gray, 1867				
<i>Geodia papyracea</i> Hechtel, 1965	E	T		Gómez-López, 2011
Orden Haplosclerida Topsent, 1928				
Familia Chalinidae Gray, 1867				
<i>Haliclona (Soestella) caerulea</i> (Hechtel, 1965)	E	C, T		Gómez-López, 2011
Phylum Cnidaria Hatschek, 1888				
Clase Hydrozoa Owen, 1843				
Subclase Hydroidolina Collins y Marques, 2004				
Orden Siphonophora Eschscholtz, 1829				
Suborden Cystonectae Haeckel, 1887				
Familia Physaliidae Brandt, 1835				
<i>Physalia physalis</i> (Linnaeus, 1758)	E	C	L	*
Clase Anthozoa Ehrenberg, 1834				
Subclase Hexacorallia Haeckel, 1866				
Orden Actiniaria Hertwig, 1882				
Familia Actiniidae Rafinesque, 1815				
<i>Actinostella flosculifera</i> (Le Sueur, 1817)	E	T	L	*
<i>Bunodosoma granuliferum</i> (Le Sueur, 1817)	E	T	L	*
Familia Phymanthidae Andres, 1883				
<i>Phymanthus crucifer</i> (Le Sueur, 1817)	E	T	L	*
Familia Stichodactylidae Andres, 1883				
<i>Stichodactyla helianthus</i> (Ellis, 1768)	E	T	L	*
Orden Scleractinia Bourne, 1900				
Familia Faviidae Gregory, 1900				
<i>Diploria clivosa</i> (Ellis y Solander, 1786)	E	T	L	*
Familia Siderastreidae Vaughan y Wells, 1943				
<i>Siderastrea radians</i> (Pallas, 1766)	E	A	L	*
Orden Zoantharia de Blainville, 1830				
Familia Sphenopidae Hertwig, 1882				
<i>Palythoa caribaeorum</i> (Duchassaing y Michelotti, 1860)	E	A	L	*
<i>Protopalythoa variabilis</i> (Duerden, 1898)	E	G	L	*
Familia Zoanthidae Rafinesque, 1815				
<i>Zoanthus pulchellus</i> (Duchassaing y Michelotti, 1860)	E	A	L	*
<i>Zoanthus sociatus</i> (Ellis, 1768)	E	G	L	*
Phylum Platyhelminthes Gegenbaur, 1859				
Clase Rhabditophora Ehlers, 1985				

Cuadro 2. Continúa

<i>Especie</i>	<i>Forma de vida</i>	<i>Afinidad</i>	<i>Registro</i>	<i>Fuente</i>
Orden Polycladida Lang, 1884				
Suborden Cotylea Lang, 1884				
Superfamilia Pseudocerotoidea Faubel, 1984				
Familia Pericelidae Laidlaw, 1902				
<i>Pericelis</i> sp.	C		L	*
Phylum Annelida Lamarck, 1809				
Clase Polychaeta Grube, 1850				
Subclase Aciculata Rouse y Fauchald, 1997				
Orden Eunicida Dales, 1962				
Familia Eunicidae Dales, 1962				
<i>Eunice filamentosa</i> Grube, 1856	C	C, T	L	*
<i>Eunice</i> sp.	C	T		*
<i>Palola siciliensis</i> (Grube, 1840)	C	C, T	L	*
Orden Phyllodocida Dales, 1962				
Familia Nereididae Lamarck, 1818				
<i>Perinereis elenacaso</i> Rioja, 1947	C	C, T		*
<i>Pseudonereis gallapagensis</i> Kinberg, 1865	C	C, T		*
Familia Hesionidae Grube, 1850				
<i>Kefersteinia cirrata</i> (Keferstein, 1862)	C	C, T	L	*
Familia Crysopetalidae Ehlers, 1864				
<i>Bhawania goodei</i> Webster, 1884	C		L	*
Familia Syllidae Grube, 1850				
<i>Syllis gracilis</i> Grube, 1840	C	C, T	L	*
<i>Syllis variegata</i> (Grube, 1860)	C	C, T	L	*
<i>Syllis gerlachi</i> (Hartmann-Schröder, 1960)	C	T	L	*
<i>Opisthosyllis arboricola</i> Hartmann-Schröder, 1959	C	G	L	*
Subclase Canalipalpata Rouse y Fauchald, 1997				
Orden Terebellida Rouse y Fauchald, 1997				
Familia Terebellidae Grube, 1850				
<i>Loimia medusa</i> (Savigny in Lamarck, 1818)	C	C, T	L	*
<i>Polycirrus</i> sp.	C			*
Orden Sabellida Linnaeus, 1767				
Familia Sabellidae Johnston, 1865				
<i>Bispira</i> sp.	C			*
Phylum Sipuncula Rafinesque, 1814				
Clase Phascolosomatidea Gibbs y Cutler, 1987				
Orden Phascolosomatida Gibbs y Cutler, 1987				
Familia Phascolosomatidae Stephen y Edmonds, 1972				
<i>Antillesoma antillarum</i> (Grube, 1858)	C	G	V	*
Phylum Arthropoda Latreille, 1829				
Subphylum Crustacea Brünnich, 1772				
Clase Maxillopoda Dahl, 1956				
Subclase Thecostraca Gruvel, 1905				
Infraclass Cirripedia Burmeister, 1834				
Superorden Thoracica Darwin, 1854				
Orden Sessilia Lamarck, 1818				
Familia Chthamalidae Darwin, 1854				
<i>Chthamalus fragilis</i> Pilsbry, 1916	E	C		Álvarez et al., 2011
Familia Tetraclitidae Gruvel, 1903				
<i>Tetraclita floridana</i> Pilsbry, 1916	E	G		Álvarez et al., 2011
<i>Tetraclita stalactifera</i> Lamarck, 1818	E	C, T		Álvarez et al., 2011
Superfamilia Balanoidea Leach, 1817				
Familia Balanidae Leach, 1817				
<i>Balanus</i> sp.	E			Álvarez et al., 2011
Subfamilia Megabalaninae Newman, 1979				
<i>Megabalanus tintinnabulum</i> (Linnaeus, 1758)	E	C, T		Álvarez et al., 2011

Cuadro 2. Continúa

<i>Especie</i>	<i>Forma de vida</i>	<i>Afinidad</i>	<i>Registro</i>	<i>Fuente</i>
Clase Malacostraca Latreille, 1802				
Subclase Eumalacostraca Grobben, 1892				
Superorden Peracarida Calman, 1904				
Orden Amphipoda Latreille, 1816				
Suborden Gammaridea Latreille, 1803				
Familia Ampithoidae Stebbing, 1899				
<i>Ampithoe</i> sp.	E			Álvarez et al., 2011
Familia Corophiidae Leach, 1814				
<i>Corophium</i> sp.	E			Álvarez et al., 2011
<i>Erichthonius</i> sp.	E			Álvarez et al., 2011
<i>Lembos</i> sp.	E			Álvarez et al., 2011
<i>Monocorophium tuberculatum</i> (Shoemaker, 1939)	E	C		Álvarez et al., 2011
Familia Hyalidae Bulychева, 1957				
<i>Allorchestes</i> sp.	E			Álvarez et al., 2011
<i>Hyale</i> sp. 1	E			Álvarez et al., 2011
<i>Hyale</i> sp. 2	E			Álvarez et al., 2011
<i>Hyale</i> sp. 3	E			Álvarez et al., 2011
<i>Ptilohyale plumulosus</i> (Stimpson, 1857)	E	C	G	*
Familia Ischyroceridae Stebbing, 1899				
<i>Ischyrocerus</i> sp.	E			Álvarez et al., 2011
Familia Melitidae Bousfield, 1973				
<i>Elasmopus pecteniscus</i> (Bate, 1862)	E	C		Álvarez et al., 2011
<i>Elasmopus spinidactylus</i> Chevreux, 1908	E	T		Álvarez et al., 2011
<i>Elasmopus</i> sp. 1	E			Álvarez et al., 2011
<i>Elasmopus</i> sp. 2	E			Álvarez et al., 2011
<i>Maera inaequipis</i> (Costa, 1851)	E	G		Álvarez et al., 2011
<i>Maera</i> sp.	E			Álvarez et al., 2011
Familia Podoceridae Leach, 1814				
<i>Podocerus</i> sp.	E			Álvarez et al., 2011
Orden Isopoda Latreille, 1817				
Suborden Cymothoida Wagele, 1989				
Familia Cirolanidae Dana, 1852				
<i>Cirolana parva</i> Hansen, 1890	C	T		Álvarez et al., 2011
<i>Colopisthus parvus</i> Richardson, 1902	C	C		Álvarez et al., 2011
Familia Corallanidae Hansen, 1890				
<i>Excorallana sexticornis</i> (Richardson, 1901)	C	C, T		Álvarez et al., 2011
<i>Excorallana tricornis</i> (Hansen, 1890)	C	C, T		Álvarez et al., 2011
<i>Excorallana</i> sp.	C			Álvarez et al., 2011
Suborden Sphaeromatidea Wagele, 1989				
Familia Sphaeromatidae Latreille, 1825				
<i>Ischromene barnardi</i> (Menzies y Glynn, 1968)	C	T		Álvarez et al., 2011
<i>Paradella quadripunctata</i> (Menzies y Glynn, 1968)	C	C, T		Álvarez et al., 2011
Orden Decapoda Latreille, 1802				
Suborden Dendrobranchiata Bate, 1888				
Superfamilia Penaeoidea Rafinesque, 1815				
Familia Penaeidae Rafinesque, 1815				
<i>Farfantepenaeus aztecus</i> (Ives, 1891)	E	C	L	*
Suborden Pleocyemata Burkenroad, 1963				
Infraorden Caridea Dana, 1852				
Superfamilia Alpheoidea Rafinesque, 1815				
Familia Alpheidae Rafinesque, 1815				
<i>Alpheus bahamensis</i> Rankin, 1898	C	T		Álvarez et al., 2011
<i>Alpheus bouvieri</i> A. Milne-Edwards, 1878	C	C, T		Álvarez et al., 2011
<i>Alpheus cristulifrons</i> Rathbun, 1900	C	C		Álvarez et al., 2011
<i>Alpheus formosus</i> Gibbes, 1850	C	C		Álvarez et al., 2011
<i>Alpheus malleator</i> Dana, 1852	C	C		Álvarez et al., 2011
<i>Alpheus normanni</i> Kingsley, 1878	C	C		Álvarez et al., 2011

Cuadro 2. Continúa

Especie	Forma de vida	Afinidad	Registro	Fuente
<i>Alpheus nuttingi</i> (Schmitt, 1924)	C	T		Álvarez et al., 2011
<i>Synalpheus brevicarpus</i> (Herrick, 1891)	C	T		Álvarez et al., 2011
<i>Synalpheus curacaoensis</i> Schmitt, 1924	C	T		Álvarez et al., 2011
<i>Synalpheus frietzmülleri</i> Coutière, 1909	C	C, T		Álvarez et al., 2011
<i>Synalpheus scaphoceris</i> Coutière, 1910	C	C, T		Álvarez et al., 2011
Infraorden Anomura MacLeay, 1838				
Superfamilia Paguroidea Latreille, 1802				
Familia Diogenidae Ortmann, 1892				
<i>Calcinus tibicen</i> (Herbst, 1791)	E	C, T		Álvarez et al., 2011
<i>Clibanarius antillensis</i> Stimpson, 1859	E	T		Álvarez et al., 2011
<i>Clibanarius tricolor</i> (Gibbes, 1850)	E	T		*
<i>Clibanarius vittatus</i> (Bosc, 1802)	E	C, T		Álvarez et al., 2011
<i>Paguristes grayi</i> Benedict, 1901	E	C, T		Álvarez et al., 2011
Superfamilia Galatheaidea Samouelle, 1819				
Familia Porcellanidae Haworth, 1825				
<i>Clastoecus nodosus</i> (Streets, 1872)	C	T		Álvarez et al., 2011
<i>Megalobrachium soriatum</i> (Say, 1818)	C	C, T		*
<i>Neopisosoma angustifrons</i> (Benedict, 1901)	C	T		*
<i>Neopisosoma curacaoense</i> (Schmitt, 1924)	E	G	G	*
<i>Neopisosoma aff. dohenyi</i> Haig, 1960	E	G	G	*
<i>Pachycheles rugimanus</i> A. Milne Edwards, 1880	C	C		Álvarez et al., 2011
<i>Petrolisthes armatus</i> (Gibbes, 1850)	C	C, T		Álvarez et al., 2011
<i>Petrolisthes jugosus</i> Streets, 1872	C	T		Álvarez et al., 2011
<i>Petrolisthes marginatus</i> Stimpson, 1859	C	G		Álvarez et al., 2011
Infraorden Brachyura Latreille, 1803				
Sección Eubrachyura de Saint Laurent, 1980				
Subsección Heterotremata Guinot, 1977				
Superfamilia Eriphioidea MacLeay, 1838				
Familia Eriphiidae MacLeay, 1838				
<i>Eriphia gonagra</i> (Fabricius, 1781)	C	C, T		Álvarez et al., 2011
Familia Menippidae Ortmann, 1893				
<i>Menippe mercenaria</i> (Say, 1818)	E	C		Álvarez et al., 2011
<i>Menippe nodifrons</i> Stimpson, 1859	E	T		Álvarez et al., 2011
Familia Oziidae Dana, 1851				
<i>Ozius reticulatus</i> (Desbonne y Schramm, 1867)	E	G		Álvarez et al., 2011
Superfamilia Majoidea Samouelle, 1819				
Familia Majidae Samouelle, 1819				
<i>Microphrys interruptus</i> Rathbun, 1920	E	T		Álvarez et al., 2011
<i>Mithraculus</i> sp.	E			*
Superfamilia Pilumnoidea MacLeay, 1838				
Familia Pilumnidae (Samouelle, 1819)				
<i>Pilumnus dasypodus</i> (Kingsley, 1879)	E	C, T		Álvarez et al., 2011
Superfamilia Portunoidea Rafinesque, 1815				
Familia Portunidae Rafinesque, 1815				
<i>Arenaeus cribrarius</i> (Lamarck, 1818)	E	C, T		*
<i>Callinectes larvatus</i> Ordway, 1863	E	T	L	*
Superfamilia Xanthoidea MacLeay, 1838				
Familia Panopeidae Ortmann, 1893				
<i>Panopeus obesus</i> Smith, 1869	E	C, T	L	*
Familia Xanthidae MacLeay, 1838				
<i>Cycloxanthops vittatus</i> (Stimpson, 1860)	E	T	G	*
Subsección Thoracotremata Guinot, 1977				
Superfamilia Grapsoidea MacLeay, 1838				
Familia Grapsidae MacLeay, 1838				
<i>Geograpsus lividus</i> (H. Milne-Edwards, 1837)	E	T	L	*
<i>Grapsus grapsus</i> (Linnaeus, 1758)	E	C, T		*
<i>Pachygrapsus gracilis</i> (De Saussure, 1858)	C	C, T	L	*

Cuadro 2. Continúa

<i>Especie</i>	<i>Forma de vida</i>	<i>Afinidad</i>	<i>Registro</i>	<i>Fuente</i>
<i>Pachygrapsus transversus</i> (Gibbes, 1850)	C	C, T		Álvarez et al., 2011
Familia Plagusiidae Dana, 1851				
<i>Plagusia depressa</i> (Fabricius, 1775)	E	C, T		*
Superfamilia Ocypodoidea Rafinesque, 1815				
Familia Ocypodidae Rafinesque, 1815				
<i>Ocypode quadrata</i> (Fabricius, 1787)	E	C, T		Valero-Pacheco et al., 2007
Subphylum Chelicerata Heymons, 1901				
Clase Pycnogonida Latreille, 1810				
Orden Pantopoda Gerstäcker, 1863				
Familia Ammotheidae Dohrn, 1881				
<i>Achelia sawayai</i> Marcus, 1940	E	C, T	V	*
Familia Phoxichilidiidae Sars, 1891				
<i>Anoplodactylus californicus</i> Hall, 1912	E	T	V	*
Phylum Mollusca Linnaeus, 1758				
Clase Gastropoda Cuvier, 1795				
Subclase Patellogastropoda Lindberg, 1986				
Familia Lottidae Sowerby, 1834				
<i>Tectura cf. antillarum</i> (Sowerby I, 1834)	C	A	L	*
Subclase Caenogastropoda (Cox, 1960)				
Orden Neogastropoda (Wenz, 1938)				
Superfamilia Buccinoidea Rafinesque, 1815				
Familia Columbellidae Swainson, 1840				
<i>Mitrella ocellata</i> (Gmelin, 1791)	C	A	L	*
<i>Nitidella nitida</i> (Lamarck, 1822)	E	A		Argüelles et al., 2010
Familia Buccinidae Rafinesque, 1815				
<i>Busycon perversum</i> (Conrad, 1840)	E	T	V	*
<i>Gemophos tinctus</i> (Conrad, 1846)	E	A	L	*
<i>Cantharus</i> sp.	E			*
<i>Engina turbinella</i> (Kiener, 1836)	E	A		Argüelles et al., 2010
<i>Pisania pusio</i> (Linnaeus, 1758)	E	A	L	*
Familia Nassariidae Iredale, 1916 (1835)				
<i>Nassarius acutus</i> (Say, 1822)	E	C, T	L	*
<i>Nassarius albus</i> (Say, 1826)	E	T	V	*
Familia Fasciolaridae Gray, 1853				
<i>Dolicholatirus</i> sp.	E			
<i>Leucozonia nassa</i> (Gmelin, 1791)	E	A		Argüelles et al., 2010
<i>Leucozonia ocellata</i> (Gmelin, 1791)	E	A	V	*
<i>Pustulatirus virginensis</i> (Abbott, 1958)	E	T		Argüelles et al., 2010
Superfamilia Olivoidea Latreille, 1825				
Familia Olivellidae Troschel, 1869				
<i>Olivella minuta</i> (Link, 1807)	E	T	L	*
Familia Olividae Latreille, 1825				
<i>Oliva sayana</i> Ravenel, 1834	E	C, T	L	*
Superfamilia Muricoidea Rafinesque, 1815				
Familia Muricidae Rafinesque, 1815				
<i>Calotrophon</i> sp.	E			*
<i>Drupa</i> sp.	E			*
<i>Morula (Morula) nodulosa</i> (C. B. Adams, 1845)	C	A		Rosenberg, 2009
<i>Stramonita biserialis</i> (Blainville, 1832)	E	G		Argüelles et al., 2010
<i>Stramonita floridana</i> (Conrad, 1837)	E	A		Argüelles et al., 2010
<i>Stramonita rustica</i> (Lamarck, 1822)	E	A	L	*
<i>Stramonita</i> sp.	E			*
Familia Coralliophidae Chenu, 1859				
<i>Coralliophila caribaea</i> Abbott, 1958	E	A	L	*
Familia Mitridae Swainson, 1829				
<i>Mitra nodulosa</i> (Gmelin, 1791)	C	A	L	*

Cuadro 2. Continúa

<i>Especie</i>	<i>Forma de vida</i>	<i>Afinidad</i>	<i>Registro</i>	<i>Fuente</i>
Superfamilia Cancellarioidea Forbes y Hanley, 1851				
Familia Cancellariidae Forbes y Hanley, 1853				
<i>Cancellaria reticulata</i> (Linnaeus, 1767)	E	A	L	*
Superfamilia Conoidea Fleming, 1822				
Familia Conidae Fleming, 1822				
<i>Conus</i> sp.	E			*
Familia Pseudomelatomidae Morrison, 1966				
<i>Pyrgospira ostrearum</i> (Stearns, 1872)	E	A	L	*
<i>Pyrgospira tampaensis</i> (Bartsch y Rehder, 1939)	E	A	L	*
Familia Terebridae Mörch, 1852				
<i>Hastula hastata</i> (Gmelin, 1791)	E	A	V	*
<i>Impages cinerea</i> (Born, 1778)	E	C, T		Argüelles et al., 2010
<i>Impages salleana</i> (Deshayes, 1859)	E	A		Argüelles et al., 2010
Orden Caenogastropoda Cox, 1960				
Superfamilia Cerithioidea Fleming, 1822				
Familia Cerithiidae Fleming, 1822				
<i>Cerithium lutosum</i> Menke, 1828	C	A		Argüelles et al., 2010
Familia Planaxidae Gray, 1850				
Subfamilia Fossarinae A. Adams, 1860				
<i>Columbella mercatoria</i> Linnaeus, 1758	E	A		Argüelles et al., 2010
<i>Fossarus orbigny</i> P. Fischer, 1864	C	A	L	*
Subfamilia Planaxinae Gray, 1850				
<i>Angiola lineata</i> (Da Costa, 1778)	E	A	L	*
<i>Planaxis</i> sp.	E			
Familia Modulidae P. Fischer, 1884				
<i>Modulus modiolus</i> (Linnaeus, 1758)	E	A		Argüelles et al., 2010
Familia Turritellidae Lovén, 1847				
<i>Vermicularia</i> sp.	E			*
Superfamilia Epitonioidae Berry, 1910 (1812)				
Familia Epitoniidae S. S. Berry, 1910				
<i>Epitonium lamellosum</i> (Lamarck, 1822)	E	Co		Argüelles et al., 2010
Orden Littorinimorpha Golikov y Starobogatov, 1975				
Superfamilia Tonnoidea Suter, 1913 (1825)				
Familia Tonnidae Suter, 1913 (1825)				
<i>Tonna galea</i> (Linnaeus, 1758)	E	A	L	*
Familia Cassidae Latreille, 1825				
<i>Phalium</i> sp.	E			*
<i>Semicassis</i> sp.	E			*
Familia Ranellidae Gray, 1854				
<i>Monoplex nicobaricus</i> (Röding, 1798)	E	Co	L	*
Superfamilia Vermetoidea Rafinesque, 1815				
Familia Vermetidae Rafinesque, 1815				
<i>Petalonchus varians</i> (D'Orbigny, 1839)	E	A	L	*
Superfamilia Naticoidea Guilding, 1834				
Familia Naticidae Guilding, 1834				
<i>Polinices hepaticus</i> (Röding, 1798)	E	A		Argüelles et al., 2010
Superfamilia Stromboidea (Rafinesque, 1815)				
Familia Strombidae (Rafinesque, 1815)				
<i>Strombus alatus</i> Gmelin, 1791	E	C, T		Argüelles et al., 2010
Subclase Heterobranchia Gray, 1840				
Familia Architectonicidae J. E. Gray in M. E. Gray, 1850				
<i>Heliculus cylindricus</i> (Gmelin, 1791)	E	A	L	*
Superfamilia Pyramidelloidea Gray, 1840				
Familia Pyramidellidae Gray, 1840				
<i>Odostomia</i> sp.	E			*
Infraclasse Opisthobranchia Milne-Edwards, 1848				
Orden Cephalaspidea P. Fischer, 1883				

Cuadro 2. Continúa

<i>Especie</i>	<i>Forma de vida</i>	<i>Afinidad</i>	<i>Registro</i>	<i>Fuente</i>
Familia Haminoeidae Pilsbry, 1895				
<i>Haminoea antillarum</i> (D'Orbigny, 1841)	E	A	L	*
Familia Bullidae Gray, 1827				
<i>Bulla occidentalis</i> A. Adams, 1850	E	A	L	*
Orden Anaspidea Fischer, 1883				
Familia Aplysiidae Lamarck, 1809				
<i>Aplysia dactylomela</i> Rang, 1828	E	A	L	*
<i>Aplysia fasciata</i> Poiret, 1789	E	A	L	*
Orden Nudibranchia (Cuvier, 1817)				
Familia Aeolidiidae (Gray, 1827)				
<i>Berghia</i> sp.	E			*
<i>Spurilla neapolitana</i> (Delle Chiaje, 1844)	E	A	L	*
Subclase Neritimorpha Golikov y Starobogatov, 1975				
Orden Cycloneritimorpha				
Superfamilia Neritoidea Rafinesque, 1815				
Familia Neritidae Rafinesque, 1815				
<i>Nerita tessellata</i> Gmelin, 1791	E	A		Argüelles et al., 2010
Subclase Vetigastropoda Salvini-Plawen, 1980				
Superfamilia Trochoidea Rafinesque, 1815				
Familia Turbinidae Rafinesque, 1815				
<i>Tegula fasciata</i> (Born, 1778)	E	A		Argüelles et al., 2010
<i>Astraea</i> sp.	E			*
<i>Lithopoma americanum</i> (Gmelin, 1791)	E	C, T	L	*
Familia Calliostomatinae Thiele, 1924 (1847)				
<i>Calliostoma euglyptum</i> (A. Adams, 1855)	E	A	L	*
Clase Bivalvia Linnaeus, 1758				
Subclase Pteriomorpha Beurlen, 1944				
Orden Arcoida Stoliczka, 1871				
Superfamilia Arcacea Lamarck, 1809				
Familia Arcidae Lamarck, 1809				
<i>Acar domingensis</i> (Lamarck, 1819)	C	C, T	L	*
<i>Arca imbricata</i> Bruguiere, 1789	C	C, T	L	*
<i>Barbatia cancellaria</i> (Lamarck, 1819)	C	C, T	L	*
Familia Isognomonidae Woodring, 1925				
<i>Isognomon bicolor</i> (C. B. Adams, 1845)	C	C, T	L	*
<i>Isognomon radiatus</i> (Anton, 1838)	C	C, T	L	*
Orden Mytiloidea Rafinesque, 1815				
Superfamilia Mytilacea Rafinesque, 1815				
Familia Mytilidae Rafinesque, 1815				
<i>Brachidontes cf. exustus</i> (Linnaeus, 1758)	C	C, T	L	*
<i>Modiolus americanus</i> (Leach, 1815)	C	C, T	L	*
<i>Lithophaga aristata</i> (Dillwyn, 1817)	C	C, T	L	*
Orden Veneroida Gray, 1854				
Familia Veneridae Rafinesque, 1815				
<i>Callista maculata</i> (Linnaeus, 1758)	E	C, T	L	*
Phylum Echinodermata Bruguière, 1791 [ex Klein, 1734]				
Clase Asteroidea de Blainville, 1830				
Superorden Valvatacea Blake, 1987				
Orden Paxillosida Perrier, 1884				
Familia Astropectinidae Gray, 1840				
<i>Astropecten articulatus</i> (Say, 1825)	E	T	L	*
<i>Astropecten cingulatus</i> Sladen, 1833	E	G	L	*
Orden Valvatida Perrier, 1884				
Familia Asterinidae Gray, 1840				
<i>Asterinides folium</i> (Lutken, 1860)	E	G	L	*
Familia Ophidiasteridae Verrill, 1870				
<i>Linckia guildingi</i> Gray, 1840	E	T	L	*

Cuadro 2. Continúa

<i>Especie</i>	<i>Forma de vida</i>	<i>Afinidad</i>	<i>Registro</i>	<i>Fuente</i>
Clase Ophiuroidea Gray, 1840				
Orden Ophiurida Müller y Troschel, 1840				
Suborden Ophiurina Müller y Troschel, 1840				
Infraorden Chilophiurina Matsumoto, 1915				
Familia Ophiuridae Müller y Troschel, 1840				
<i>Ophiura fallax</i> Cherbonnier, 1959	E	G	L	*
Infraorden Ophiolepidina Ljungman, 1867				
Familia Ophiolepididae Ljungman, 1867				
<i>Ophiolepis impressa</i> Lütken, 1859	E	G	L	*
Infraorden Gnathophiurina Matsumoto, 1915				
Familia Ophiocomidae Ljungman, 1867				
<i>Ophiocoma echinata</i> (Lamarck, 1816)	E	C	L	*
Familia Ophionereididae Ljungman, 1867				
<i>Ophionereis reticulata</i> (Say, 1825)	E	C	L	*
Familia Ophiactidae Matsumoto, 1915				
<i>Ophiactis savignyi</i> (Müller y Troschel, 1842)	E	G	L	*
Infraorden Ophiodermatina Smith, Paterson y Lafay, 1995				
Familia Ophiodermatidae Ljungman, 1867				
<i>Ophioderma appressa</i> (Say, 1825)	E	C	L	*
Clase Echinoidea Leske, 1778				
Subclase Cidaroida Smith, 1984				
Orden Cidaroida (Claus, 1880)				
Familia Cidaridae Gray, 1825				
<i>Eucidaris tribuloides</i> (Lamarck, 1816)	E	T	L	*
Subclase Euechinoidea Bronn, 1860				
Superorden Echinacea Claus, 1876				
Orden Arbacioida Gregory, 1900				
Familia Arbaciidae Gray, 1855				
<i>Arbacia punctulata</i> (Lamarck, 1816)	E	C	L	*
Orden Camarodonta Jackson, 1912				
Infraorden Echinidea Kroh y Smith, 2010				
Superfamilia Odontophora Kroh y Smith, 2010				
Familia Echinometridae Gray, 1855				
<i>Echinometra lucunter</i> (Linnaeus, 1758)	E	G	L	*
Familia Toxopneustidae Troschel, 1872				
<i>Tripneustes ventricosus</i> (Lamarck, 1816)	E	G	L	*
Infraclase Acroechinoidea Smith, 1981				
Orden Diadematoidea Duncan, 1889				
Familia Diadematidae Gray, 1855				
<i>Diadema antillarum</i> Philippi, 1845	E	T	L	*
Clase Holothuroidea Blainville, 1834				
Orden Aspidochirotida Grube, 1840				
Familia Holothuriidae Ludwig, 1894				
<i>Holothuria (Cystipus) cubana</i> Ludwig, 1875	E	G	L	*
<i>Holothuria (Semperothuria) surinamensis</i> Ludwig, 1875	E	G	L	*
Orden Apodida Brandt, 1835				
Familia Synaptidae Burmeister, 1837				
<i>Euapta lappa</i> (J. Müller, 1850)	E	C	L	*

afinidad tropical que se distribuye fundamentalmente en el Caribe y que está ampliamente distribuido en el suroeste del golfo de México. En este trabajo, se observó que la mayoría de las especies presentan una afinidad tropical o Caribeña, lo cual destaca la importancia que pueden tener las corrientes marinas como vía de conexión hacia

esta porción del golfo de México (Fenner, 2001; Fenner y Banks, 2004).

También se registraron especies que se ubican tanto en el golfo de México como en la parte noroeste del Atlántico, probablemente porque estuvieron conectados por un corredor en el pasado. Briggs (1974) menciona

que Florida pudo haber estado inundada en la época interglacial del Pleistoceno o incluso antes, por lo que permitió un intercambio de especies tanto de clima cálido como de clima templado. Sin embargo, este evento parece ser un factor menor en la distribución actual de las especies que se distribuyen en el suroeste del golfo de México.

Montepío posee características que la hacen una zona de estudio particular, ya que la comunidad se regenera año con año después de la incidencia de nortes en la región, aumentando la posibilidad de asentamiento de especies raras que pueden competir por un sustrato (Hernández y Álvarez, 2007). Por ello, es importante mantener un monitoreo de la zona todo el año, ya que de esta forma es posible tener un registro de la variabilidad estacional de la comunidad.

Este tipo de estudios pueden utilizarse para establecer el estado de salud de la comunidad y pueden apoyar estudios sobre interacciones que permitan describir la variación en la composición de la comunidad. Destaca que una localidad muy pequeña puede albergar una cantidad importante de especies, sugiriendo que la conservación de pequeñas áreas a lo largo de la costa puede ser una estrategia viable para conservar la biodiversidad litoral.

Agradecimientos

Agradecemos al Dr. José Luis Villalobos-Hiriart de la Colección Nacional de Crustáceos del Instituto de Biología de la UNAM su apoyo para realizar el presente estudio.

Literatura citada

- Abbott, R. T. 1974. American seashells. The marine Mollusca of the Atlantic and Pacific coasts of North America. Segunda edición. Van Nostrand Reinhold Company, New York. 663 p.
- Abbott, R. T. y P. A. Morris. 1995. A field guide to shells of the Atlantic and Gulf Coast and West Indies. Ed. Houghton Mifflin Company, Boston. 663 p.
- Álvarez, F., J. L. Villalobos, Y. Rojas y R. Robles. 1999. Listas y comentarios sobre los crustáceos decápodos de Veracruz, México. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 70:1-27.
- Álvarez, F., J. L. Villalobos y S. Cházaro-Olvera. 2011. Camarones y cangrejos dulceacuícolas y marinos (Crustacea: Decapoda). In La biodiversidad en Veracruz, estudio de estado, A. Cruz-Angón (ed.). Conabio, México D. F. p. 287-294.
- Appeltans, W., P. Bouchet, G. A. Boxshall, C. de Broyer, N. J. de Voogd, D. P. Gordon, B. W. Hoeksema, T. Horton, M. Kennedy, J. Mees, G. C. B. Poore, G. Read, S. Stöhr, T. C. Walter y M. J. Costello (eds.). 2012. World register of marine species. <http://www.marinespecies.org>; última consulta: 27.IX.2012.
- Argüelles, A., F. Álvarez y G. Alcaraz. 2009. Shell architecture and its relation to shell occupation by the hermit crab *Clibanarius antillensis* under varying conditions of wave action. Scientia Marina 73:717-723.
- Argüelles, A., F. Álvarez y G. Alcaraz. 2010. Shell utilization by the hermit crab *Clibanarius antillensis* (Crustacea, Anomura) in intertidal rocky pools at Montepío, Veracruz, Mexico. Tropical Zoology 23:63-73.
- Boschi, E. E. 2000. Species of decapod crustaceans and their distribution in the American marine zoogeographic provinces. Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero 13:7-63.
- Briggs, J. C. 1974. Marine zoogeography. McGraw-Hill, New York. 475 p.
- Britton, J. C. y B. Morton. 1989. Shore ecology of the Gulf of Mexico. University of Texas Press. Austin. 387 p.
- Brusca, R. C. y G. J. Brusca. 2003. Invertebrates. Sinauer, Sunderland, Massachusetts. 936 p.
- Celis, A. y F. Álvarez. 2008. Listado taxonómico de los cirripedios del sur del golfo de México. In Crustáceos de México: estado actual de su conocimiento, F. Álvarez y G. Rodríguez-Almaraz (eds.). Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, Nuevo León. p. 1-16.
- Child, C. A. 1992. Shallow-water Pycnogonida of the Gulf of Mexico. Memoirs of the Hourglass Cruises, Florida Marine Research Institute, Department of Natural Resources, vol. IX, part I. St. Petersburg, Florida. 86 p.
- Córdova, A., F. Rosete, G. Enriquez y B. Hernández (comps.). 2009. Ordenamiento ecológico marino visión integrada de la regionalización. INE, México, D. F. 232 p.
- De León-González, J. A., J. R. Bastida-Zavala, L. F. Carrera-Parra, M. E. García-Garza, A. Peña-Rivera, S. I. Salazar-Vallejo y V. Solís-Weiss (eds.). 2009. Poliquetos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León. Monterrey. 737 p.
- Durán-González, A., A. Laguarda-Figueras, F. A. Solís-Marín, B. E. Buitrón-Sánchez, C. Gust-Ahearn y J. Torres-Vega. 2005. Equinodermos (Echinodermata) de las aguas mexicanas del golfo de México. Revista de Biología Tropical 53:53-68.
- EOL (Encyclopedia of Life). <http://www.eol.org>; última consulta: 27.IX.2012.
- Felder, D. L. y D. K. Camp. 2009. Gulf of Mexico: origin, waters and biota, vol. 1, Biodiversity. Texas A&M University Press, College Station. 1453 p.
- Fenner, D. 2001. Biogeography of three Caribbean corals (Scleractinia) and the invasion of *Tubastraea coccinea* into the Gulf of Mexico. Bulletin of Marine Science 69:1175-1189.
- Fenner, D. y K. Banks. 2004. Orange Cup Coral *Tubastraea coccinea* invades Florida and the Flower Garden Banks, Northwestern Gulf of Mexico. Coral Reefs 23:505-507.
- Galván-Villa, C. M. 2011. Peces crípticos: componente importante de los sistemas arrecifales. Conabio. Biodiversitas 97:1-5.
- García-Cubas, A. 1981. Moluscos de un sistema lagunar tropical en el sur del golfo de México (laguna de Términos, Campeche). Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México 5:1-182.

- García-Cubas, A. y M. Reguero. 2004. Catálogo ilustrado de los moluscos bivalvos del golfo de México y mar Caribe. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 94 p.
- Gischler, E. y R. N. Ginsburg. 1996. Cavity dwellers (coelobites) under coral rubble in southern Belize barrier and atoll reefs. *Bulletin of Marine Science* 58:570-589.
- Gómez-López, P. 2011. Esponjas marinas y de agua dulce (Porifera). In *La biodiversidad en Veracruz, estudio de estado*, A. Cruz-Angón (ed.). Conabio. p. 217-224.
- González-Muñoz, R. E. 2005. Estructura de la comunidad de anémonas del arrecife La Galleguilla, Veracruz. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 53 p.
- González-Muñoz, R. E. 2009. Anémonas (Anthozoa: Actiniaria, Corallimorpharia y Zoanthidea) del Arrecife de Puerto Morelos, Quintana Roo. Tesis, Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 88 p.
- Hernández, C. y F. Álvarez. 2007. Changes in the crustacean community of a tropical rocky intertidal shore: is there a pattern? *Hidrobiológica* 17:25-34.
- Hernández, C., F. Álvarez y J. L. Villalobos. 2010. Crustáceos asociados a sustrato duro en la zona intermareal de Montepío, Veracruz, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81: S141-S151.
- Hernández, C., F. Álvarez y J. L. Villalobos. 2012. Comunidades de crustáceos de la zona intermareal rocosa de Veracruz. Recursos costeros del sureste: tendencias actuales en investigación y estado del arte. Promep-UJAT. p. 224-241.
- Inegi (Instituto Nacional de Geografía y Estadística). 2003. Mapa digital de México, V.6. www.inegi.or.mx; última consulta: 20.IX.2012.
- ITIS (Integrated Taxonomic Information System). <http://www.itis.gov>, última consulta: 27.IX.2012.
- Moran, D. P. y M. L. Reaka-Kudla. 1991a. Effects of disturbance: disruption and enhancement of coral reef cryptofaunal populations by hurricanes. *Coral Reefs* 9:215-224.
- Moran, D. P. y M. L. Reaka-Kudla. 1991b. Bioerosion and availability of shelter of benthic organisms. *Marine Ecology Progress Series* 44:249-263.
- Moretzsohn, F., J. W. Tunnell Jr., W. G. Lyons, E. B. Baqueiro-Cárdenas, N. Barrera, J. Espinosa, E. F. García, J. Ortega y M. Reguero. 2009. Mollusca: introduction. In *Gulf of Mexico: origin, waters and biota*, vol. 1, Biodiversity, D. L. Felder y D. K. Camp (eds.). Texas A&M University Press, College Station. p. 559-564.
- OBIS (Ocean Biogeographic Information System). <http://www.iobis.org>; última consulta: 26.IX.2012.
- Raffaelli, D. y S. Hawkins. 1999. Intertidal ecology. Segunda edición, Kluwer Academic Publishers, New York. 356 p.
- Reaka, M. L. 1985. Interactions between fishes and motile benthic invertebrates on reefs: the significance of motility vs. defensive adaptations. *Proceedings of the Fifth International Coral Reef Congress* 5:429-444.
- Reaka, M. L. 1987. Adult-juvenile interactions in benthic reef crustaceans. *Bulletin of Marine Science* 41:108-134.
- Reaka-Kudla, M. L. 2001. Arrecifes de coral: biodiversidad y conservación. In *Enfoques contemporáneos para el estudio de la biodiversidad*, H. M. Hernández, A. N. García-Aldrete, F. Álvarez y M. Ulloa (eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México-Fondo de Cultura Económica. p. 221-243.
- Rosenberg, G. 2009. Malacolog version 4.1.1: Western Atlantic gastropod database. The Academy of Natural Sciences, Philadelphia, PA. <http://www.malacolog.org>; última consulta: 27.IX.2012.
- Salas-De León, D. A. y M. A. Monreal-Gómez. 1997. Mareas y circulación residual en el golfo de México. In *Contribuciones a la oceanografía física en México*, M. F. Lavín (ed.). Monografía No. 3, Unión Geofísica Mexicana. México, D. F. p. 201-223.
- Salazar-Vallejo, S. I. y N. E. González. 1990. Ecología costera en la región de La Mancha, Veracruz. *La Ciencia y El Hombre* 6:101-120.
- Sarmiento, F. O., F. Vera, J. E. Juncosa y J. Juncosa. 2000. Diccionario de ecología: paisajes, conservación y desarrollo sustentable para Latinoamérica. Ed. Abya Yala, Quito. 226 p.
- Tait, R. V. y F. A. Dipper. 1998. *Elements of marine ecology*. Ed. Butterworth Heinemann, Oxford. 473 p.
- Valdés, A., J. Hamann, D. W. Behrens y A. DuPont. 2006. Caribbean sea slugs: a field guide to the opisthobranch mollusks from the tropical northwestern Atlantic. *Sea Challengers Natural History Books*, Gig Harbor, Washington. 289 p.
- Varela, C., B. Guitart, M. Ortiz y R. Lalana. 2002. Los zoantideos (Cnidaria, Anthozoa, Zoanthiniaria), de la región occidental de Cuba. *Revista de Investigaciones Marinas* 23:179-184.
- Valero-Pacheco, E., F. Álvarez, L. G. Abarca-Arena y M. Escobar. 2007. Population density and activity pattern of the ghost crab, *Ocypode quadrata*, in Veracruz, Mexico. *Crustaceana* 80:313-325.
- Veron, J. E. N. 2000a. Corals of the world, vol. I, Ed. Mary Stafford-Smith, Scientific Editor and Producer, Townsville, Australia. 463 p.
- Veron, J. E. N. 2000b. Corals of the world, vol. II, Ed. Mary Stafford-Smith, Scientific Editor and Producer, Townsville, Australia. 429 p.
- Veron, J. E. N. 2000c. Corals of the world, vol. III, Ed. Mary Stafford-Smith, Scientific Editor and Producer, Townsville, Australia. 489 p.
- Wilkinson, T., E. Wiken, J. Bezaury, T. Hourigan, T. Agardy, H. Herrmann, L. Janishevski, C. Madden, L. Morgan y M. Padilla. 2009. Ecorregiones marinas de América del Norte. Comisión para la Cooperación Ambiental, Montreal. 200 p.
- WoRMS Editorial Board. 2014. World register of marine species. Available from: <http://www.marinespecies.org> at VLIZ.



Revisión del género *Pachylis* con descripción de dos especies nuevas, sinonimias y datos de distribución (Hemiptera: Heteroptera: Coreidae: Nematopodini)

Revision of the genus *Pachylis* with the description of two new species, synonymies, and distributional records (Hemiptera: Heteroptera: Coreidae: Nematopodini)

Harry Brailovsky¹✉ e Israel Guerrero²

¹Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-153, 04510 México, D. F., México.

²Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-153, 04510 México, D. F., México.

✉ coreidae@ib.unam.mx

Resumen. Se revisa el género *Pachylis* Le Peletier y Serville (Coreidae: Nematopodini), describiéndose 2 especies nuevas de Colombia, Ecuador y Perú; *P. hector* Stål es sinonimizado con *P. nervosus* Dallas y *P. serus* Berg con *P. laticornis* (Fabricius); 2 especies, *P. obscura* Spinola y *P. striatus* (Thunberg) se citan como *incertae sedis*. Se incluyen nuevos datos de distribución para *P. argentinus* Berg, *P. bipunctatus* (Thunberg), *P. laticornis*, *P. nervosus*, *P. pharaonis* (Herbst) y *P. tenuicornis* Dallas. Cada especie es ilustrada, así como las antenas, el pigóforo y los parámetros. Se provee una clave para la identificación de las especies.

Palabras clave: Insecta, Coreidae, *Pachylis*, revisión.

Abstract. The genus *Pachylis* Le Peletier and Serville (Coreidae: Nematopodini) is revised; 2 new species from Colombia, Ecuador and Peru are described; *P. hector* Stål is synonymized under *P. nervosus* Dallas, and *P. serus* Berg under *P. laticornis* (Fabricius); 2 species, *P. obscura* Spinola and *P. striatus* (Thunberg), are considered as *incertae sedis*. New distribution records are provided for *P. argentinus* Berg, *P. bipunctatus* (Thunberg), *P. laticornis*, *P. nervosus*, *P. pharaonis* (Herbst) and *P. tenuicornis* Dallas. Pictures of habitus, antennae, male genital capsule and parameres are provided. A key to the known species is presented.

Key words: Insecta, Coreidae, *Pachylis*, revision.

Introducción

El género *Pachylis* Le Peletier y Serville, 1825 pertenece a la tribu Nematopodini (Coreidae) y está conformado por especies robustas, mayores de 20 mm, caracterizándose por tener la tibia posterior sólo dilatada en su cara ventral, la superficie dorsal del fémur posterior lisa, sin tubérculos o espinas, el artejo antenal III dilatado y los ángulos humerales del pronoto redondeados, angulados o ligeramente expandidos, más nunca proyectados en expansiones alares. El género incluye 8 especies con una distribución geográfica amplia en el Neotrópico, que se extiende desde México y Centroamérica hasta la República Argentina, no habiendo aún sido registrado para las Antillas Mayores y Menores y para Chile (Packauskas, 2010).

En esta contribución se describen 2 especies nuevas que provienen de Colombia, Ecuador y Perú, y se incluyen nuevos registros para las 6 especies previamente

reconocidas dentro del género: *P. argentinus* Berg, *P. bipunctatus* (Thunberg), *P. laticornis* (Fabricius), *P. nervosus* Dallas, *P. pharaonis* (Herbst) y *P. tenuicornis* Dallas. Basándose en el examen del material tipo de *P. hector* Stål, *P. nervosus* y de *P. serus* Berg, así como en el extenso material de *P. laticornis*, se proponen las siguientes sinonimias: *P. hector* es sinonimizado con *P. nervosus* y *P. serus* con *P. laticornis*. Otras 2 especies, *P. obscura* Spinola y *P. striatus* (Thunberg) se consideran como *incertae sedis*, al no poder ubicar el material tipo en las diversas instituciones europeas consultadas y por haber sido descritas del Senegal, África, y de la India Oriental, respectivamente.

Materiales y métodos

En el catálogo de la familia Coreidae para el Nuevo Mundo (Packauskas, 2010) se incluyen en extenso las referencias bibliográficas para cada especie, por lo que en este trabajo no serán transcritas o duplicadas y sólo se citarán las que inciden directamente en el texto. El

Recibido: 29 agosto 2013; aceptado: 25 noviembre 2013

catálogo recientemente publicado por Livermore et al. (2013) complementa lo antes citado.

Acrónimos usados en el texto. BMNH (The Natural History Museum, Londres); BYU (Brigham Young University, Monte L. Bean, Life Science Museum, Provo, Utah); CASC (California Academy of Sciences, San Francisco); CMNH (Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh, PA); CSCA (California State Collection of Arthropods, Sacramento, California); CUCBA (Universidad de Guadalajara, Centro de Estudios en Zoología, Jalisco, México); CUIC (Cornell University, Insect Collection, Ithaca, Nueva York); FMNH (Field Museum of Natural History, Chicago, Illinois); FSCA (Florida State Collection of Arthropods, Gainesville, Florida); INBIO (Instituto Nacional de Biodiversidad, Santo Domingo de Heredia, Costa Rica); INPA (Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia, Manaus, Brasil); LACM (Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles, California); MABR (Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Buenos Aires, Argentina); MELN (Museo Entomológico, León, Nicaragua); MLPA (Museo de La Plata, Universidad Nacional de La Plata, División Entomología, La Plata, Argentina); MZUS (Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil); NHRS (Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm, Sweden); PUCE (Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador); RMNH (Nationaal Natuurhistorische Museum, Leiden, Holanda); SMFD (Naturmuseum Senckenberg, Frankfurt-am-Main, Germany); UATA (University of Arizona, Tucson, Arizona); UCDC (University of California, Davis, Bohart Museum of Entomology, Davis, California); UGAG (University of Georgia, Athens, Georgia); UKS (University of Kansas, Snow Entomological Museum, Lawrence, Kansas); UMRM (University of Missouri, Wilbur R. Enns Entomological Museum, Columbia, Missouri); UNAM (Colección Entomológica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México); UNDC (Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Bogotá, Colombia); USNM (United States National Museum, Smithsonian Institution, Washington, D. C.); USUL (Utah State University, Logan, Utah); UZIU (Universitets Zoologiska Institut, Uppsala, Sweden); ZMHU (Zoologisches Museum, Humboldt Universität, Berlin, Germany); ZMUH (Zoologisches Museum, Universität Hamburg, Hamburg, Alemania). M: macho. H: hembra. Las medidas se expresan en mm. La figura 1 esquematiza las estructuras empleadas en el texto.

Redescripción del género

Pachylis Le Peletier y Serville

Pachylis Le Peletier y Serville, 1825: 62

Especie tipo: *Cimex pharaonis* Herbst, 1784: 258 (designada por O'Shea, 1980).

Redescripción. Individuos de gran talla (machos 29-43 mm y hembras 28-40 mm), robustos, generalmente de color oscuro; negros o pardos y algunas veces con tintes rojizos o amarillos; glabro o con una fina pilosidad. Cabeza cercanamente cuadrada y dorsalmente más ancha que larga tomada a través de los ojos; *tylus* declivente proyectado más allá de los tubérculos anteníferos; *juga* reducida; tubérculos anteníferos robustos, inermes y cercanos entre sí; ojos semiglobosos; tubérculos postoculares poco desarrollados formando una línea continua con los ojos; fosetas preocelares conspicuas y transversales; mancha amarillo pálido rodeando lateralmente al ocelo; ocelos más cercanos a los ojos que entre sí; tubérculo ocelar corto o ligeramente elevado; artejos antenales I, II y IV cilindros y el III con una dilatación simétrica o ligeramente asimétrica; artejo antenal I el más robusto, II subigual al I, el III generalmente el más corto y el IV fusiforme y casi 2 veces más largo que el III; búcula corta o larga, semicircular con forma de "U" cubriendo parcialmente el primer artejo rostral; rostro alcanzando la coxa anterior o extendiéndose hasta la parte media del mesosterno; artejo rostral I ensanchado, no rebasando el borde prosternal, artejos II y III subiguales en tamaño y el IV el más largo de todos. Tórax. Pronoto hexagonal a cercanamente trapezoidal, con el tercio anterior conspicuamente en declive y más ancho que largo, tomando como referencia los ángulos humerales; borde anterior recto o ligeramente cóncavo; bordes anterolaterales lisos o algo nodulosos; ángulos frontales obtusos o suavemente agudos sin rebasar el borde cefálico; ángulos humerales lateralmente expandidos, salientes, obtusamente angulados y con el ápice redondeado; bordes posterolaterales lisos, sinuados; borde posterior sinuado o cóncavo; callo pronotal poco elevado o al ras de la superficie; pleura torácica con o sin áreas de pilosidad pálida. Escutelo. Transversalmente estriado, con una cresta ligeramente elevada en el tercio basal. Hemélitro alcanza o rebasa el ápice del abdomen; borde costal emarginado; margen apical del *corium* sinuado y el ángulo apical agudo proyectado más allá del tercio anterior de la membrana hemelital; membrana hemelital con venación numerosa y poco bifurcada. Patas. Armadas; distancia inter-metacoxal mayor que la distancia inter-mesocoxal y esta última mayor que la inter-procoxal; mesocoxa más cerca de la metacoxa que de la procoxal; machos con un lóbulo en la coxa posterior que se proyecta lateralmente; trocánter posterior de los machos armados con una espina; fémur con al menos una espina distal ventral; fémures posteriores de los machos dilatados con la superficie dorsal lisa y con espinas ventrales; tibias posteriores rectas y planas en la hembras, curvadas y

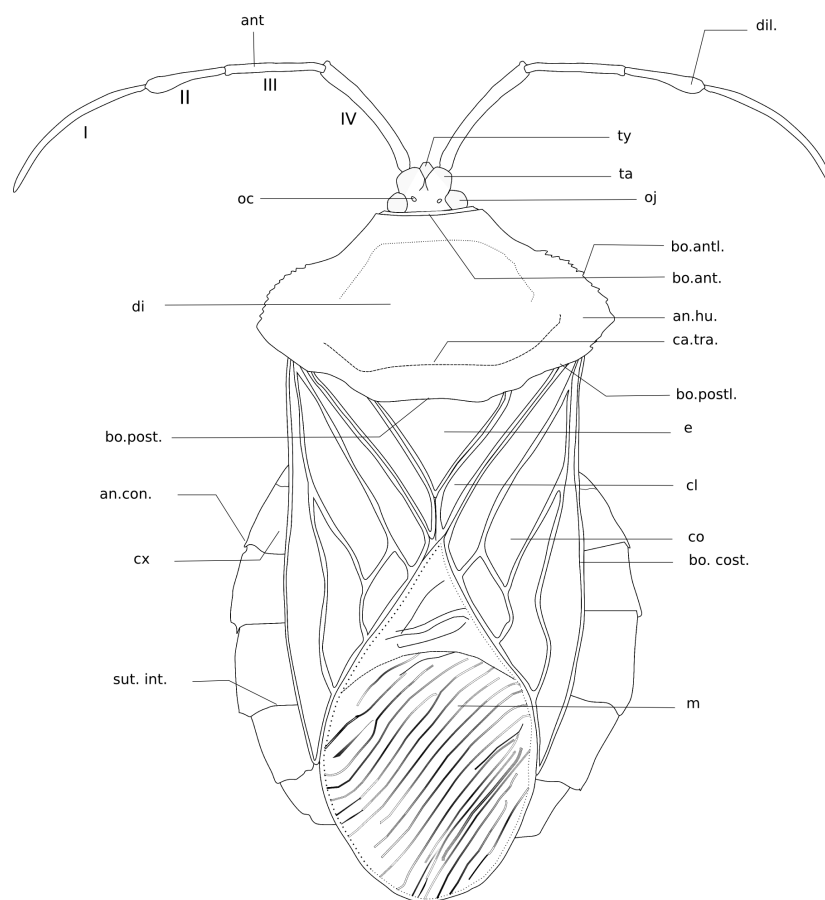


Figura 1. Vista dorsal de *Pachylis* sp. ant= antena; an.con.= ángulo conexival; an.hu.= ángulo humeral; bo.ant.= borde anterior; bo.antl.= borde anterolateral; bo.cost.= borde costal; bo.post.= borde posterior; bo.postl.= borde posterolateral; ca.tra.= carina transversal; cl= clavus; co= corium; cx= conexivo; di= disco pronotal; dil= dilatación III artejo antenal; e= escutelo; m= membrana hemelital; oc= ocelo; oj= ojo; sut.int.= sutura intersegmental; ta= tubérculo antenífero; ty= tylus; I, II, III, IV= artejos antenales.

ventralmente dilatadas en los machos, presentando una espina ventral entre el tercio medio y el posterior; artejo tarsal I de mayor longitud que el II y el III en ambos sexos. Abdomen. Conexivo expuesto, unicolor o bicolor; ángulo posterior del conexivo subagudo o proyectado en una espina aguda (Fig. 1); espiráculos abdominales más cerca de los márgenes anteriores que de los laterales.

Diagnosis. Está integrado por individuos de gran talla, negruzcos, pardo claros o pardo oscuro, con el artejo antenal III dilatado y la metatibia de la hembra sólo dilatada ventralmente; dilatación del artejo antenal III muy pequeña y oval y cuando la dilatación es grande, por lo general, es asimétrica. *P. nervosus* es la única especie que muestra la dilatación grande y cercanamente simétrica.

Discusión. *Pachylis* está conformado por especies de gran talla, robustas, de colores pardos, con la tibia posterior dilatada y el artejo antenal III, también dilatado. Estos caracteres lo acercan a *Thasus* Stål representado

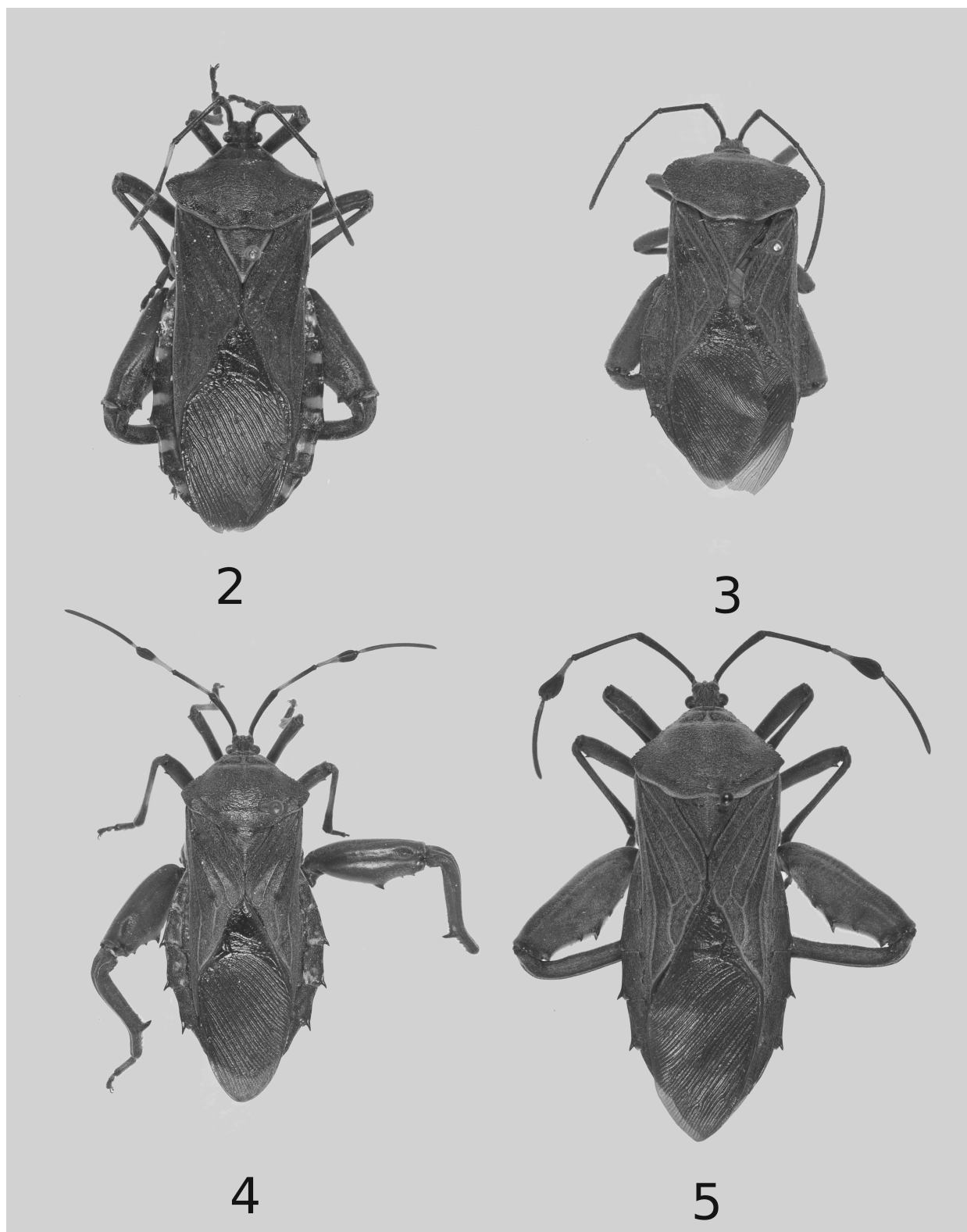
por individuos de gran talla, pardos y con las dilataciones antes mencionadas. Ambos géneros quedan segregados dado que en *Pachylis* la tibia posterior sólo está dilatada en su cara ventral, mientras que en *Thasus* está dilatada tanto en su cara dorsal como ventral (O'Shea, 1980; Brailovsky et al., 1994)

***Pachylis argentinus* Berg**

Pachylis argentinus Berg, 1879: 64-65.

(Figs. 2, 11, 18, 26-27.)

Redescripción. Individuos de talla mediana. Machos: 21.25-29.50 mm. Hembras: 26.25-29.25 mm. Cuerpo oblongo relativamente esbelto, pardo oscuro a pardo rojizo con una fina y corta pilosidad. Cabeza. Subcuadrada, dorsalmente negra, o bien parda con tonalidades rojizas y ventralmente anaranjada rojiza o pardo rojiza; área anaranjada amarilla entre el ojo y el tubérculo antenífero, poco conspicua en individuos negruzcos; tubérculos



Figuras 2-5. Vista dorsal de *Pachylis* spp.; 2, *P. argentinus* Berg; 3, *P. bipunctatus* (Thunberg); 4, *P. laticornis* (Fabricius); 5, *P. nervosus* Dallas.

anténiferos negros y con el ápice generalmente pardo o pardo amarillo; artejos antenales I y II negros, el III bicolor, con la parte media basal pardo clara o anaranjada amarilla o al menos con la base parda y el resto negro y con una suave dilatación asimétrica y alargada; artejo IV negro con la base parda o amarillo anaranjada (Fig. 11). Tórax. Pronoto. Subtrapezoidal, declivente, pardo rojizo o pardo oscuro con tintes negros; bordes anterolaterales, al menos en la mitad anterior, posterolaterales y posterior amarillo rojizo o amarillo ocre contrastando con la coloración del disco pronotal; tercio anterior del disco pronotal con una franja longitudinal media anaranjada rojiza; bordes anterolaterales sinuados de trayectoria oblicua, y con el tercio posterior liso o ligeramente noduloso, y el resto liso, ángulos humerales subagudos y expuestos. Escutelo. Pardo rojizo con los márgenes laterales y el ápice amarillo o anaranjado rojizo. Hemélitro. *Corium* y *clavus* pardo oscuro o pardo rojizo y con las venas amarillas o pardo rojizas. Patas. Pardo oscuras; tubérculo de la coxa posterior fungiforme; espina del fémur posterior de los machos prominente y curva; artejos tarsales I y II anaranjado rojizos, y eventualmente amarillo pálido; tarso III negro. Abdomen. Ancho, ventralmente pardo oscuro y con el conexivo expuesto; segmentos conexivales III a VII con una mancha rectangular o subtriangular anaranjado rojizo; machos con los ángulos posteriores de los segmentos conexivales V y VI armados con una espina proyectada ventralmente; hembras con una espina pequeña en los segmentos IV a VI. Genitalia. Macho. Parámetros (Fig. 18). Pigóforo. Borde posterior entero (Figs. 26-27).

Resumen taxonómico

Distribución conocida. **Argentina:** La Plata, Buenos Aires, Catamarca, Córdoba, La Rioja, Corrientes, Santa Fe, Tucumán y Entre Ríos. **Uruguay:** Artigas (Sepulturas y Barra Yucutuja). Montevideo (Punta Gorda y Prado). Banda Oriental. Tacuarembó (Caraguata). San José (Cufre). Colonia (Carmelo). Lavalleja (Berg, 1879; Lethierry y Severin, 1894; Pennington, 1921; Bosq, 1937, 1940; Blöte, 1938; Ruffinelli y Piran, 1959; Grazia Vieira y Casini, 1973; Rizzo, 1976; Packauskas, 2010).

Registros nuevos. **Argentina:** 1M, 4H, Catamarca: Belén, II-1970, M. Viana (MABR, UNAM); 1M Chaco: Palmas Chaco, 29-VII-1920 (USNM); 1M, 1H, W de Resistencia ruta 16, km 49, 25-II-2001, T. C. MacRae (UNAM); Entre Ríos: 29M, 20H, VII-1982, Liebig (USNM), 23M, 25H, XII-1987, Liebig (USNM), Salta: 1M, 1H, Cafayate, II-1983, M. J. Viana (UNAM); Chaco Occidental: 1H, Los Colorados, 50 km NE, II-1992, Brandon Bestelmeyer (UNAM); Buenos Aires: 11M, 12H, 9-XI-1949 (USNM); 5M, 5H, Ensenada, 20-28-II-1990 (USNM); 1H, San Fernando (USNM); 1M, 1H, San Isidro, T. R. Yonke, (USNM); 1M, 2H, Zelaya, XI-1962 (USNM); 1H, Paraná,

XII-1947 (USNM); 1H, Territorio Formosa, Gran Guarida, J. Foerster (USNM); 1H, Tucumán, Los Vázquez (USNM). **Bolivia:** departamento Santa Cruz: 1M, provincia Florida, Pampa Grande, 26-IX-1994, A. Langer (UNAM); 1H, Andrés Ibáñez, Santa Cruz de la Sierra, 12-IV-1991, D. Valdez (UNAM); 1H, Ichilo, Buenavista, 1962 (UNAM). **Paraguay:** 1M, río Paraguay (sin datos) (UNAM); 3M, Estancia Postillón, Puerto Max a río Paraguay, N Paraguay, 9-III-1905, L. Desarts (ZMUH). **Uruguay:** 1M, Arroyo las Piedras, 2-I-1958, A. Carmenes (UNAM). Colonia: 2M, 2H, Piedra de los Indios, Ruta 21, km 184.5, 15-IX-2009, C. J. Wibnos (UNAM).

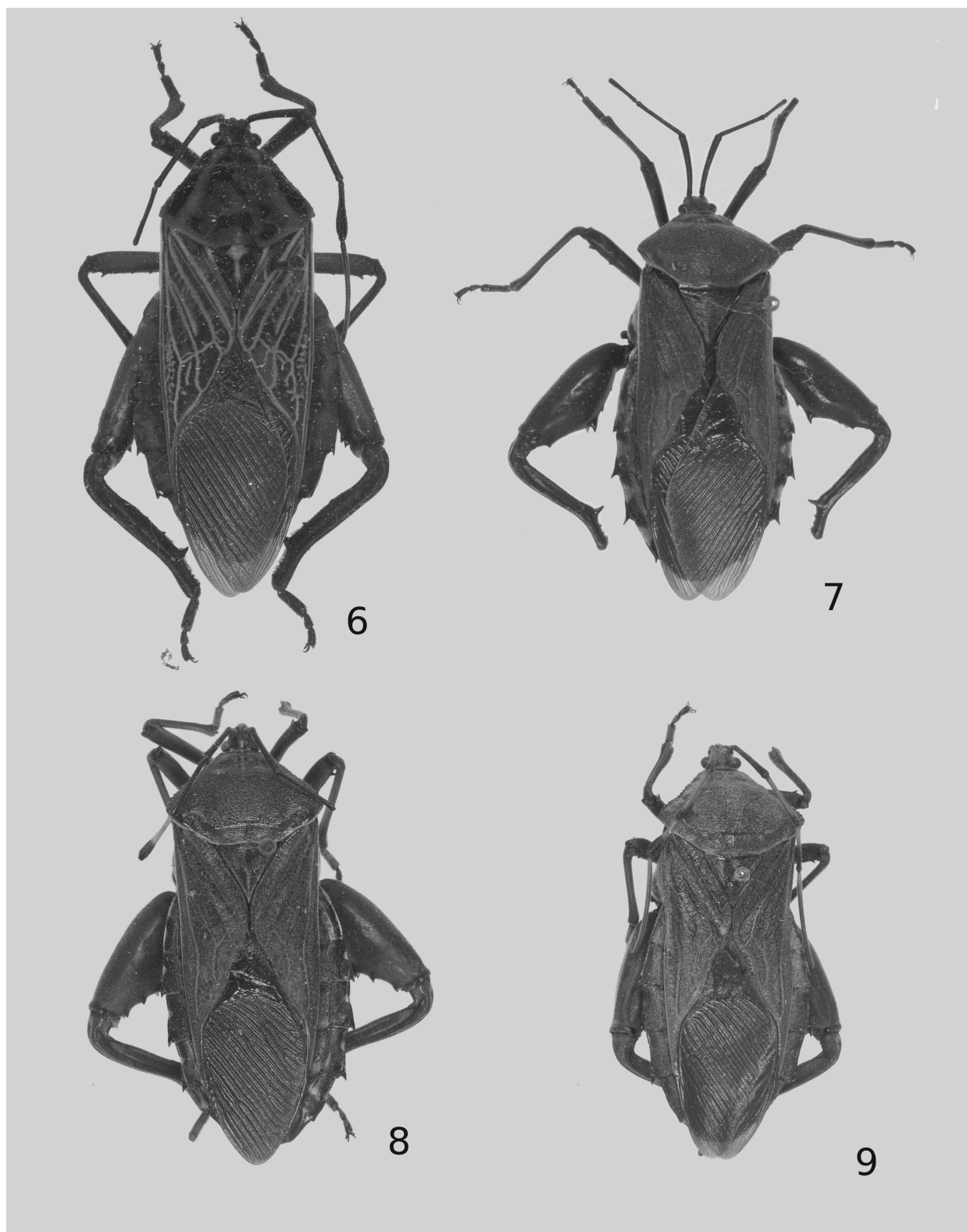
Comentarios taxonómicos. Se incluye dentro del grupo de especies con artejos antenales bicolors y que incluye a *P. nervosus* y *P. laticornis*. Queda segregada por tener los bordes anterolaterales, al menos la mitad anterior, posterolaterales y posterior de color amarillo rojizo o amarillo pálido contrastando con la coloración parda del disco pronotal, además, el tercio medio del disco escutelar está atravesado por una franja longitudinal amarillo rojiza o amarillo pálido y la espina del fémur posterior está conspicuamente curvada. En las especies antes citadas tanto los bordes pronotales como el escutelo poseen coloración parda o pardo oscura uniforme.

Pachylis bipunctatus (Thunberg)

Pendulinus bipunctatus Thunberg, 1825: 6.

(Figs. 3, 12, 19, 28-29)

Redescripción. Individuos robustos de talla mediana, pardo oscuro y recubierto por una fina pilosidad blanquecina. Machos: 26.9-27.5 mm. Cabeza. Subcuadrada, ventral y dorsalmente parda; tubérculos anténiferos negros o pardo oscuros; artejos antenales negros; artejo antenal III con una dilatación diminuta, ligeramente conspicua (Fig. 12); artejos rostrales pardo oscuros. Tórax. Pronoto. Pardo oscuro, piloso; bordes anterolaterales sinuados con al menos la mitad posterior aserrada; ángulo humeral expuesto y conspicuamente elevado; borde posterolateral pardo claro sinuado con la mitad anterior aserrada o nodulosa y el resto entero; borde posterior sinuado y pardo, ligeramente más claro que el disco pronotal; región pleural pardo rojiza con 3 áreas redondeadas de pilosidad amarilla; apertura del peritremio osteolar lateral. Patas. Pardo rojizas; fémures anterior y medio armados con un par de espinas distales negras; fémures posteriores armados con al menos un par de espinas negras similares en tamaño y colocadas en la parte media, y de un par de espinas negras distales de distinto tamaño siendo la externa de mayor tamaño; lóbulo de la metacoxa tubercular; tarsos pardo oscuros o negruzcos. Escutelo. Pardo con el borde ligeramente más claro. Hemélitro. *Corium* y *clavus* pardo oscuros con las venas pardas o pardas rojizas, membrana hemelital



Figuras 6-9. Vista dorsal de *Pachylis* spp.; 6, *P. pharaonis* (Herbst); 7, *P. tenuicornis* Dallas; 8, *P. furvus* n. sp.; 9, *P. peramplus* n. sp.

pardo rojiza. Abdomen. Pardo rojizo, conexivo expuesto, ángulo posterior de los segmento conexivales IV a VI con una espina negra. Genitalia. Parámetros (Fig. 19). Pigóforo. Borde posterior del pigóforo con una depresión media (Figs. 28-29). Hembra (25.4-26.2 mm). Similar al macho: espinas de los segmentos conexivales más pequeñas respecto al macho.

Distribución conocida. Desde la descripción original y en trabajos subsecuentes esta especie está señalada como "localidad desconocida" (unknown locality o Patria Ignota). Thunberg, 1825 comenta como posible distribución la zona oriental e India (Thunberg, 1825; O'Shea, 1980; Packauskas, 2010).

Resumen taxonómico

Material tipo examinado. Sintipo hembra, sin localidad (UZI).

Registros nuevos. **Argentina:** 1H, Misiones, Iguazú, R. Foerster (UNAM). **Brasil:** 2M, 2H, Rio de Janeiro, I-III-1927, Dr. Seitz (SMFD, UNAM); 1M, Guanabara X-1963, M. Alveranga (USNM); 1M, Rio de Janeiro, Tijuca, 17-X-1912. (CUIC); 1M, 1H, Santa Teresa, IV-1964, C. T. Elías (UNAM), 1M, São Paulo, VII-1960, J. Halte (UNAM).

Comentarios taxonómicos. Se reconoce por los ángulos humerales elevados, guardando cierta afinidad con *P. laticornis* al presentar ambos el cuerpo relativamente más pequeño (*P. bipunctatus* macho 27.50 mm, hembra 25.40-26.20 mm y en *P. laticornis* macho: 25.75-30.00 mm, hembras: 25.00-30.00 mm) y cubierto de una pilosidad abundante. En *P. bipunctatus* los artejos antenales son totalmente negros, el III con la dilatación muy reducida (Fig. 12) y las venas coriales suavemente contrastantes y de un tono pardo rojizo. En *P. laticornis* el artejo antenal III está algo dilatado, y al igual que el artejo IV bicolor (Fig. 15), y con las venas coriales pardas y no contrastantes.

Pachylis furvus n. sp.

(Figs. 8, 13, 25, 38-39)

Descripción. **Holotipo macho.** Cuerpo esbelto, de gran talla, pardo oscuro a negruzco. Cabeza. Subcuadrada, dorsalmente negra y ventralmente anaranjada rojiza; tubérculos anteníferos con el ápice pardo claro; artejos antenales I y II negros, III bicolor con la dilatación asimétrica, alargada, mediana y de un tinte amarillo pálido, y el IV negro y con el tercio basal amarillo pálido (Fig. 13); artejos rostrales negros. Tórax. Pronoto pardo oscuro a pardo rojizo con el borde posterior y los bordes posterolaterales ocre oscuro; tercio posterior de los bordes anterolaterales ligeramente nodulosos; bordes posterolaterales enteros y sinuados; borde posterior sinuado; región pleural negra, con áreas rojizas, y con una pilosidad amarilla bien definida en cada segmento; peritremo osteolar con los lóbulos negros y el área evaporativa pardo amarilla. Patas.

Fémures anterior y medio anaranjado pálido y el posterior anaranjado oscuro con reflejos pardos; tibias anterior y media anaranjada pálido y la posterior parda con una tonalidad anaranjada oscura en su cara ventral; lóbulos de las metacoxas tuberculares y expuestas; artejos tarsales I y II anaranjado rojizos y el III negro y con la parte media basal anaranjado rojizo. Escutelo. Pardo oscuro a negruzco y con los márgenes laterales y el ápice anaranjado brillante. Hemélitro. *Clavus* y *corium* pardo oscuro con el borde costal y algunas venas ocre oscuro; membrana hemelital pardo ambarina. Abdomen. Esternitos abdominales pardo rojizos; conexivo expuesto; segmentos conexivales pardo rojizos o negros con una mancha amarilla mesial, cercanamente triangular y que se extiende más allá del borde superior; espina diminuta e indefinida en el segmento conexival III; segmentos conexivales IV a VII con espinas medianas. Genitalia. Parámetros (Fig. 25). Pigóforo. Borde posterior sinuado (Figs. 38-39).

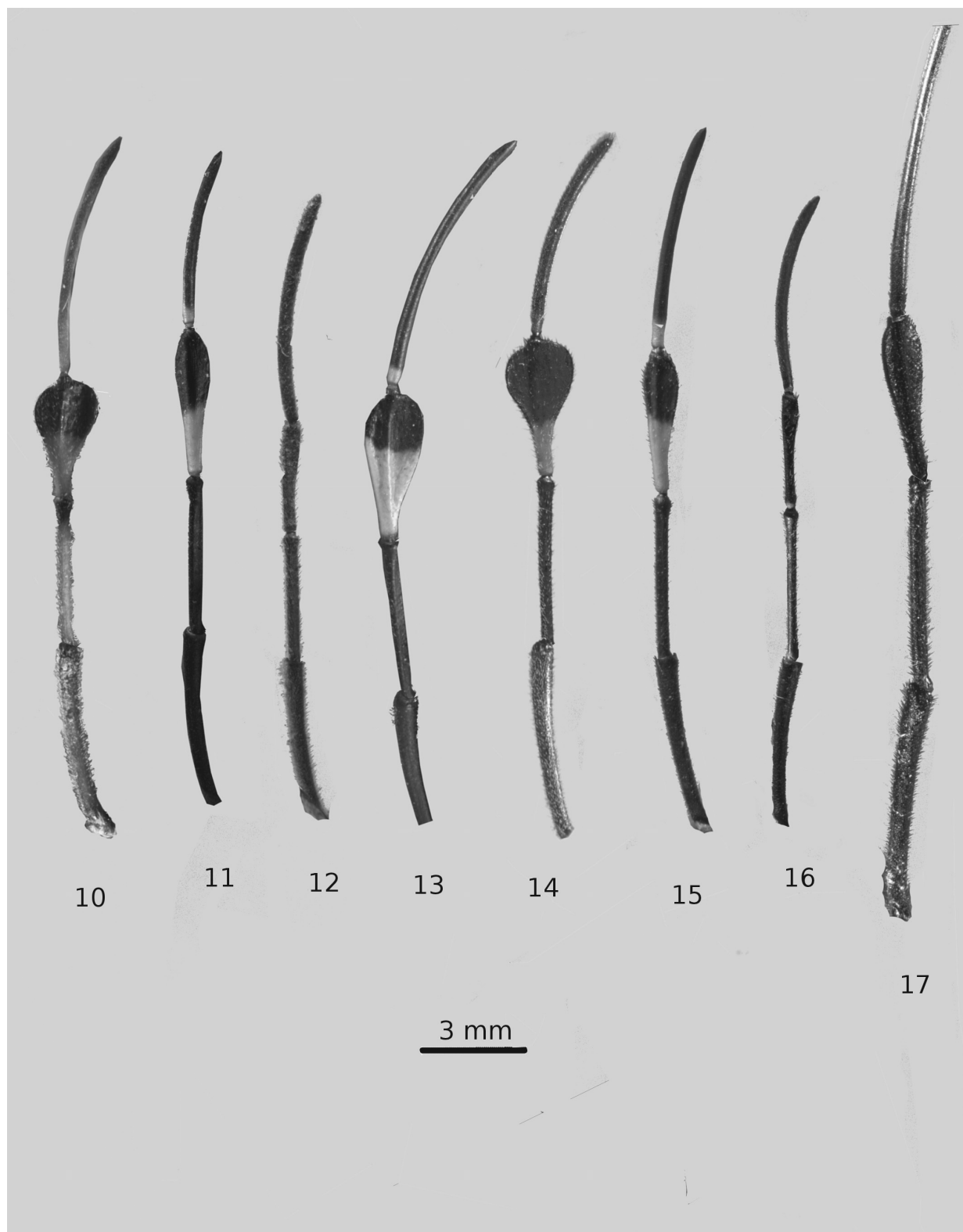
Hembra. Color y estructura similar al holotipo macho. Cuerpo más ensanchado y robusto, dorsalmente de tonalidades más claras, escutelo pardo rojizo, vena claval y coriales más contrastantes con respecto a la coloración de la superficie hemelital, manchas amarillas triangulares del conexivo de mayor tamaño, segmentos conexivales III-VI armados con una espina pequeña.

Variación. 1. Artejo tarsal III negro. 2. Escutelo enteramente de color pardo oscuro o pardo rojizo. 3. Fémures y tibias pardo rojizos.

Medidas. Primero el macho después la hembra. Cabeza. Longitud total: 2.43, 2.30; anchura a través de los ojos: 3.20, 3.24; distancia interocular: 1.75, 1.85; longitud de los artejos antenales: I, 6.10, 5.80; II, 4.90, 4.97; III, 4.10, 4.00; IV, 7.47, 7.50. Pronoto. Longitud total: 7.83, 8.03; anchura a través de los ángulos humerales: 11.70, 12.02. Escutelo. Longitud total: 4.80, 4.50; anchura: 5.10, 5.30. Longitud total del cuerpo: 33.44, 33.30.

Resumen taxonómico

Material examinado. **Holotipo macho.** **Colombia:** Meta, Villavicencio, 18-VII-1938, H. Dybas (FMNH). Paratipos. **Bolivia:** 1M, 1H, Chapare, Sajta, III-1992, L. E. Peña (USNM); 2M, 2H, Chapare, Paracti, III-1992, L. E. Peña (USNM); 1M, 2H, La Paz, Guanay, X-XI-1993, L. E. Peña (USNM); 1H, Isiamas, XII, W. M. Mann (Mulford Biol. Expl., 1921-1922) (USNM); 1M, Beni, Rurrenabake, X, W. M. Mann (Mulford Biol. Expl., 1921-1922) (USNM); 1H, Chapare, 400 m, Zischka (USNM). **Colombia:** 2M, Meta, Villavicencio, 18-VII-1938, H. Dybas (FMNH, UNAM); 1H, río Guayabera, I-1959 (UNDC); 1H, Meta, Macarena, I-1954, L. Richter (UNDC). **Ecuador:** 1M, 1H, Napo, río Hollín, 1 100 m, 0°58' S, 77°45' O, 5-XII-1997, S. Fiallo (PUCE); 1H, Napo, río Hollín, Jondachi-Loreto, 1 100 m, 6-XII-1996, F. Villalva (UNAM); 1H, Napo,



Figuras 10-17. Artejos antenales de *Pachylis* spp.; 10, *P. peramplus* n. sp.; 11, *P. argentinus* Berg; 12, *P. bipunctatus* (Thunberg); 13, *P. furvus* n. sp.; 14, *P. nervosus* Dallas; 15, *P. laticornis* (Fabricius); 16, *P. tenuicornis* Dallas; 17, *P. pharaonis* (Herbst).

Archidona, Jumandi, 28-III-1981, V. Pérez (PUCE). **Perú:** 1H, Huanuco, Tingo María, Castillo, 700 m, 28-VI-1974, C. Bordón (UNAM); 4M y 3H, departamento Amazonas, Montenegro (Forested Mts., Slope), 300 m, 22-25-I-1964, P. C. Hutchinson y J. K. Wright (CASC, UNAM); 1M, Chanchamayo (sin datos) (USNM); 1M, 3H, Tingo María, XI-1949, I-1950, 24-II-1950, M. A. Allard (USNM).

Etimología. El nombre específico alude a la coloración mayormente oscura de esta especie.

Discusión. Al igual que *P. laticornis* posee el artejo antenal III bicolor y con la dilatación alargada, los artejos antenales I y II negros o pardo rojizos y el margen posterior y posterolaterales del pronoto pardo rojizos o negros y unicolores con respecto al disco pronotal. En *P. furvus* n. sp. el artejo tarsal III es bicolor, siendo anaranjado pálido y con el borde apical negro y la mancha central amarilla y triangular en los segmentos conexivales se extiende más allá del borde superior. En *P. laticornis* el artejo tarsal III es negro y la mancha amarilla de los segmentos conexivales está ausente o restringida al borde superior. En *P. tenuicornis* también se presenta una mancha mesial amarilla en los segmentos conexivales, sin embargo, en esta especie el artejo antenal III es negro y no bicolor como en *P. furvus* (Figs. 13, 16).

***Pachylis laticornis* (Fabricius)**

Lygaeus laticornis Fabricius, 1798: 538.

Pachylis serus Berg, 1881: 260-261. Syn. nov.
(Figs. 4, 15, 22, 30-31)

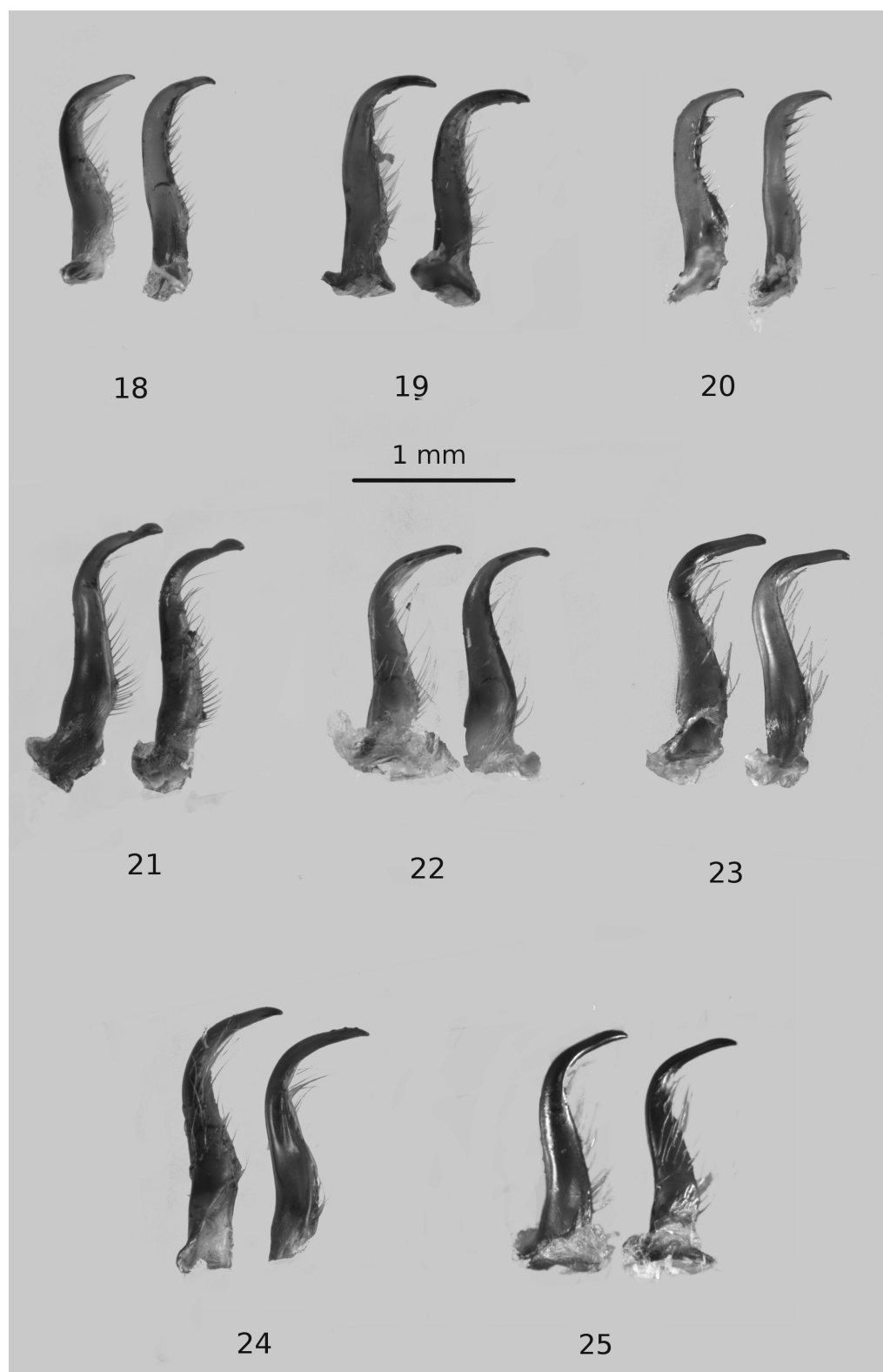
Redescripción. Especie de talla variable, mediana a grande, pardo oscuro o pardo rojizo y cubierto con una fina pilosidad amarilla dorada brillante. Machos: 25.75-30.00 mm. Hembras: 25.00-30.00 mm. Cabeza. Semicuadrada dorsalmente pardo oscuro rojiza o negra y ventralmente pardo o pardo rojiza; ápice de los tubérculos anteníferos amarillo pálido; artejos antenales I y II negros y los artejos III y IV, pardo oscuro con el tercio basal amarillo pálido; dilatación del artejo antenal III mediana, alargada y algo asimétrica (Fig. 15). Tórax. Pronoto. Semitrapezoidal pardo rojizo, pardo oscuro o negruzco; bordes anterolaterales ligeramente nodulosos en su tercio posterior; ángulos humerales expuestos; bordes posterolaterales sinuados o algo cóncavos en su mitad posterior; borde posterior cóncavo Escutelo. Estriado, pardo rojizo o pardo oscuro. Patas. Pardo rojizas y cubiertas con una fina pilosidad amarilla; tubérculo de la coxa posterior de los machos fungiforme; artejos tarsales I y II bicolors y el III negro. Hemélitro. *Corium* y *clavus* pardo oscuro o pardo rojizo con la venas ligeramente más claras sin llegar a ser contrastantes; membrana hemelital pardo rojizo. Abdomen. Pardo rojizo con el conexivo expuesto; segmentos conexivales pardo rojizos pudiendo

presentar o no una mancha central anaranjada amarilla en cada segmento y que se extiende más allá del margen; segmentos conexivales IV a VII de los machos armados con una espina negra en el ángulo posterior; hembra con los ángulos posteriores de los segmentos IV a VI provistos de una espina diminuta. Genitalia. Macho. Parámetros (Fig. 22). Pigóforo. Borde posterior suavemente cóncavo (Figs. 30-31).

Resumen taxonómico

Distribución conocida. Especie de amplio rango distribucional, originalmente descrita de la Guyana Francesa y, posteriormente, citada para Argentina, Brasil, Colombia, Costa Rica, Ecuador, Guyana Británica, México, Surinam y Venezuela. **Argentina:** Corrientes. **Brasil:** Rio de Janeiro. **Costa Rica:** Irazú. **Ecuador:** Napo. **Guyana Francesa:** Cayenne. **Surinam:** Paramaribo (Fabricius, 1798; Dallas, 1852; Stål, 1870; Distant, 1881; Berg, 1881; Lethierry y Severin, 1894; Pennington, 1921; Blöte, 1938; O'Shea, 1980; Froeschner, 1981; Packauskas, 2010).

Registros nuevos. **Argentina:** 1H, Misiones, Posadas, VII-1972, D. Carpintero (UNAM); 1H, departamento Concepción, Santa María, XII-1996, M. J. Viana (UNAM). **Bolivia:** 1H, Santa Cruz, 3.7 km SSE Buenavista, Hotel Flora y Fauna, 430 m, 2-13-II-2000, B. y C. Dozier (FSCA); 1H, Angostura, 70 km al Oeste de Santa Cruz, 7-V-1964, C. E. y E. S. Ross (CASC); 1M, Santa Cruz de Ichilo, Parque Amboró, 30-III-1989 (UNAM); 2M, 1H, La Paz, Lima Valado, 8-XI-1984, L. E. Peña (USNM); 1H, Yungas, Coroico, 25-XII-1948, A. Martínez (USNM). **Brasil:** 1M, Amazonas, Manaus, 1-III-1977, N. D. Penny (CASC); 1M, Amazonas, Reserva Ducke, 27-II-1976, B. Mascaremmas (INPA); 1M, Para, Belem, 22-V-1983, A. L. Henriques (INPA); 2M, 1H, Amazonas, Manaus, 27-II-1982, 4-III-1982, 29-IV-1982, E. F. Ribeiro, D. Shrimotou, E. L. Oliveira (INPA); 1H, Bahia, Bonfin, 20-XI-1907 (CMNH); 1M, 1H, Minas Geraes, Diamantina, 14-18-XI-1919, Cornell Univ. Exp. (CUIC); 1M, Minas Geraes, Pedra Azul, XI-1970, F. M. Oliveira (UNAM); 1M, Paraná, Ponta Grossa, XII-1938, Camargo (UNAM); 1M, 1H, Fortaleza, Ceará (USNM); 1H, São Leopoldo, Rio Grande do Sul (USNM); 1M, Santa Catarina, Nova Teutonia (USNM); 3M, 4H, Pernambuco (USNM); 1H, Rio de Janeiro, Teresopolis (USNM); 1H, Rio de Janeiro, Distrito Federal, Jacarepagua (USNM); 1H, São Paulo, Brigad. Tobias, 24-VII-1961, F. Grossmann (UNAM); 1H, São Paulo, Jundiai, 16-XI-1961, Werner (MZSP); 1H, São Paulo, Ilha 2 Buzios, 16-X-4-XI-1963 (MZSP); 1H, Benjamin Constant, rio Javary, Amazonas, 5-VI-1942, B. Pohl (UMRM). **Colombia:** 4H, 4M, Tolima, 10-VI-1982, L. Pardo (UNAM); 1H, Palmira, VIII-1943, B. Losada (USNM); 2M, 2H, río Frío, 27-VI-1925 (USNM); 1M, Cali, 1 035 m, VIII-1959, Dirings (MZSP). **Ecuador.** 3H,



Figuras 18-25. Parámetros de *Pachylis* spp.; 18, *P. argentinus* Berg; 19, *P. bipunctatus* (Thunberg); 20, *P. pharaonis* (Herbst); 21, *P. tenuicornis* Dallas; 22, *P. laticornis* (Fabricius); 23, *P. peramplus* n. sp.; 24, *P. nervosus* Dallas; 25, *P. furvus* n. sp.

Napo, Coca, XII-1983, V-1985, G. Onore (PUCE); 1M, 1H, Napo, Talag, vía Salcedo, 7-V-1993, A. Barragán (PUCE); 1H, Los Ríos, río Palenque, IX-1983, R. Noboa (PUCE); 5H, Napo, El Talag, 780 m, 8-V-1993, 12-IX-1996, G. Onore, J. Arellano (PUCE); 1H, provincia Pichincha, Tinalandia, Grounds Trails, 10 mi E de Santo Domingo de los Colorados, 16-21-IV-1984, B. Harris (LACM); 5M, 4H 20 km E de Puerto Napo, Aliñahui, 450 m, 1°0' S, 77° 25O, XI-XII-1995, E. S. Ross (CASC); 1H, Puerto Quito, VI-1985, Coloma (UNAM); 1H, Pichilingue, Los Reyes Quevedo, V-1976, A. Martínez (UNAM); 1M, 1H, Napo, Santa Cecilia, 16-V-1975, P. Spangler (USNM); 1M, 1H, Napo, Lago Agrio, 48 km al Oeste de río Aguarico, 20-IX-1975, Langley, Cohn (USNM); 1M, 3H, provincia Napo, Napo Island, near río Napo, 464 m, 7-IV-1984, R. W. Sites (UMRM); 1H, provincia Napo, río Sinde, 5.5 km E of Puerto Napo, 7-I-1989, R. W. Sites (UMRM); 1M, 1H, provincia Napo, Misahauli, 6-I-1989, E. B. Vadden (UMRM); Palmar, 200 m, 31-V-1945, D. B. Laddes (UKS). **Panamá:** 1H, Canal Zone, Las Cascadas, 12-VII-1924, G. C. Wheeler (LACM); 1M, Panamá Prov., 1 km N de El Llano on El Llano Carti Road, 6-VI-1994, F. Andrews y A. Gilbert (CSCA); 1M, Canal Zone, Gatun, Isth. Panamá, VII-VIII-1926, D. E. Harrower (CASC). **Paraguay:** 1H, departamento Paraguari, Paraguari, 16-XII-1956, C. J. D. Brown (UKS); Villa Rica, XI-1921, P. Jorgensen (UNAM); 1M, 1H, Ybycui, Parque Nacional, SE de Asunción, 31-X-1980, D. C. Lewis (USNM). **Perú:** 1M, 1H, Boquerón del Padre Abad, 7-VIII-1946, F. Woytkowski (USNM); 2H, valle Chanchamayo, 1939, Weyrauch (USNM); 5H, 4H, Chanchamayo F. H. Rosemberg, E. G. Smyth (USNM); 1H, Tingo María, 10-XII-1946, Weyrauch (USNM); 3M, 2H, Tingo María, Monzon valley, 10-X-1954, 16-18-XI-1954, E. Schlinger, E. S. Ross (CASC); 1H, Huanuco, Tingo María, Tingo María National Park, 660 m, 11-17-IV-1987, J. E. Eger (FSCA); 1H, Yurimaguas, 1 700 m, 10-X-1963, J. Schunke (UNAM); 1M, departamento Pasco, Pan de Azúcar, 13.VII.1962, F. S. Truxal (UNAM); 1M, Huanuco, 5 mi SO Las Palmas, 1 000 m, 5-XII-1954, E. I. Schlinger, E. S. Ross (CASC); 1M, departamento Huanuco, Tambillo, Chico Canyon, 13 km S of Tingo María, 2 800 m, 11-17-IV-1987, J. E. Eger (UNAM). **Venezuela:** 1H, Bolívar, Santa Elena, 1 100 m, 4-IV-1980, C. Bordón (UNAM).

Variación. *Pachylis laticornis* var. *annulipes* Blöte, 1938 descrita de Venezuela (Caracas) y, posteriormente, sinonimizada con *P. laticornis* (Fabricius) por Packauskas (2010), se caracteriza por tener el artejo antenal II amarillo, o con la unión basal negra y el tercio apical amarillo y las tibias pardo oscuro y con un amplio anillo mesial amarillo. En la forma nominal el artejo antenal II es negro y las tibias pardo rojizas a pardo oscuro y desprovistas de un

anillo mesial amarillo (Fig. 15).

Comentarios taxonómicos. Pertenece al grupo de especies que presenta los artejos antenales bicolores, guardando afinidad morfológica con *P. nervosus*. Queda segregada por presentar el cuerpo mediano (machos 25.75-30.00 mm, hembras 25.00-30.00 mm) cubierto de una pilosidad amarilla dorada brillante, las venas claval y coriales no contrastantes con la superficie y el artejo antenal III anarajando pálido con la dilatación mediana y alargada (Fig. 15.). En *P. nervosus* el cuerpo es más robusto (machos 26.50-35.00 mm, hembras 27.40-34.40 mm), la vena claval y coriales contrastan contra la superficie, y la dilatación del artejo antenal III es conspicua, discoidal, ligeramente asimétrica, negra y con la base de un tono rojizo (Fig. 14).

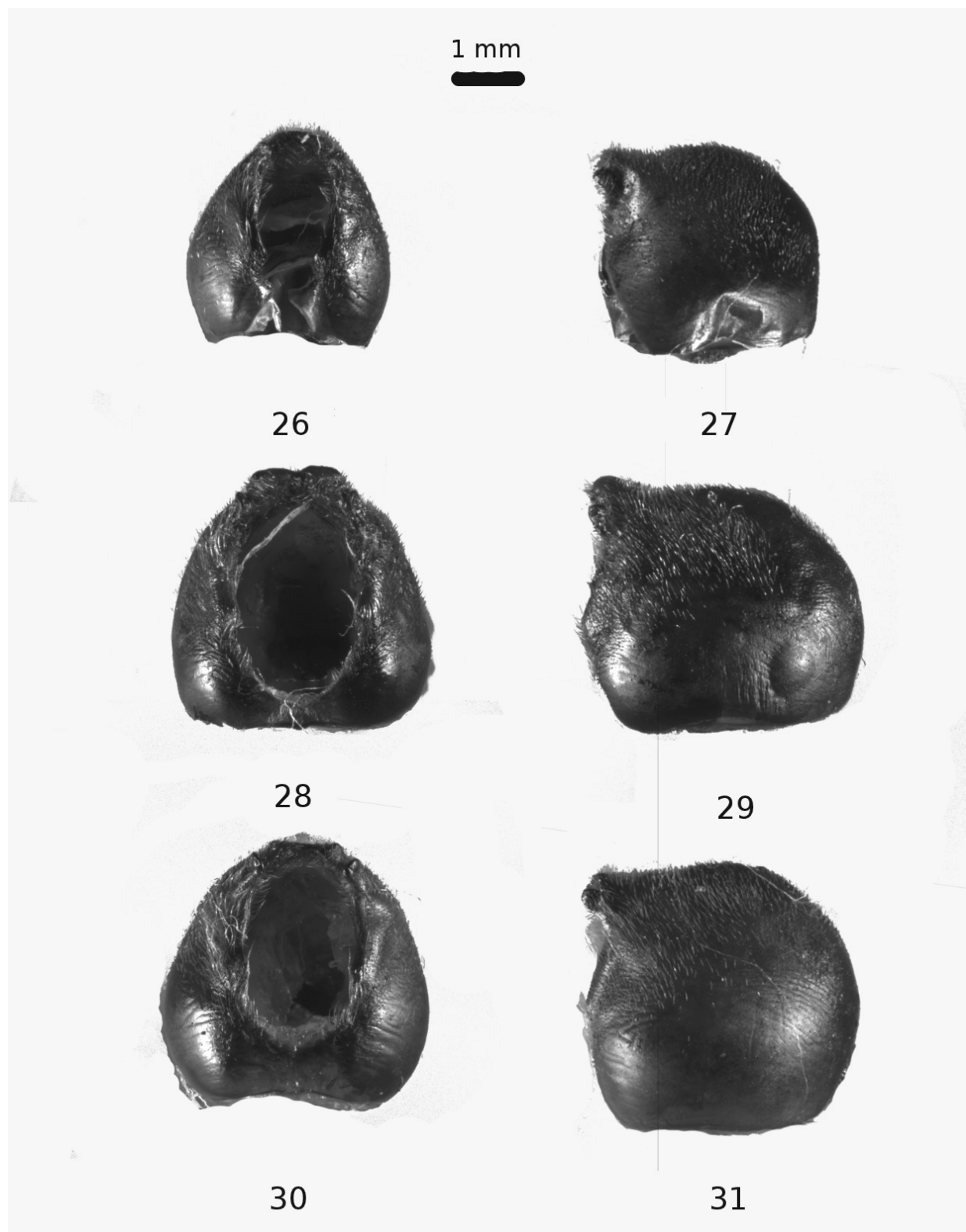
***Pachylis nervosus* Dallas**

Pachylis nervosus Dallas, 1852: 383

Pachylis hector Stål, 1862: 276. Syn. nov.

(Figs. 5, 14, 24, 32-33)

Redescrición. Individuos robustos, pardo oscuros, recubiertos por una fina y corta pilosidad amarilla. Machos: 26.50-35.00 mm. Hembras: 27.40-34.40 mm. Cabeza. Subcuadrada, pardo rojiza o negra; ápice de los tubérculos anteníferos y la mancha ocelar amarillo o pardo rojiza; artejo antenal I negro, el II negro pudiendo o no presentar una mancha rojiza dorsal en el tercio basal, artejo III negro, con la mitad basal anaranjado rojizo y con la dilatación discoidal algo asimétrica, y el IV negro con la base anaranjada pálida o algo rojiza (Fig. 14). Tórax. Pronoto. Semitrapezoidal, pardo oscuro o pardo rojizo con los bordes posterolaterales y el posterior pardo claro o amarillo; bordes anterolaterales sinuados con trayectoria oblicua y con el tercio posterior ligeramente noduloso; ángulos humerales expuestos o ligeramente proyectados; bordes posterolaterales sinuados; borde posterior cóncavo; apertura del peritremio osteolar ventrolateral; región pleural pardo rojiza; propleura presentando una área pilosa amarilla e irregular; mesopleura pardo rojiza con una área pilosa central amarilla bien definida; metapleura con la pilosidad formando un patrón definido o irregular. Escutelo. Pardo o pardo oscuro con el ápice amarillo o pardo claro o casi concolor. Patas. Pardas o pardo rojizas con una fina pilosidad más abundante en la cara ventral; lóbulo de la coxa posterior tubercular o fungiforme; artejos tarsales I y II bicolores, siendo negros con una mancha anaranjada rojiza, tarso III negro. Hemélitro. *Corium* y *clavus* pardo oscuro o pardo rojizo con la venas amarillas y contrastando contra la superficie; membrana hemélitral pardo rojiza. Abdomen. Ensanchado con el conexivo expuesto y ventralmente pardo rojizo; segmentos conexivales pardo rojizos con el borde posterior ligeramente amarillo o con



Figuras 26-31. Pigóforos en vista dorsal y lateral de *Pachylis* spp.; 26-27, *P. argentinus* Berg; 28-29, *P. bipunctatus* (Thunberg); 30-31, *P. laticornis* (Fabricius).

una mancha discoidal alargada en el centro y con el borde lateral negro; macho con los ángulos posteriores de los segmentos conexivales IV a VI armados con una espina negra y grande y el VI con una espina negra muy corta, pero conspicua; hembras con una espina negra diminuta en el segmento conexival III; segmentos IV a VI con espinas negras pequeñas. Genitalia. Macho. Parámetros (Fig. 24). Pigóforo. Ángulos posteriores agudos delimitando el borde posterior sinuado (Figs. 32-33).

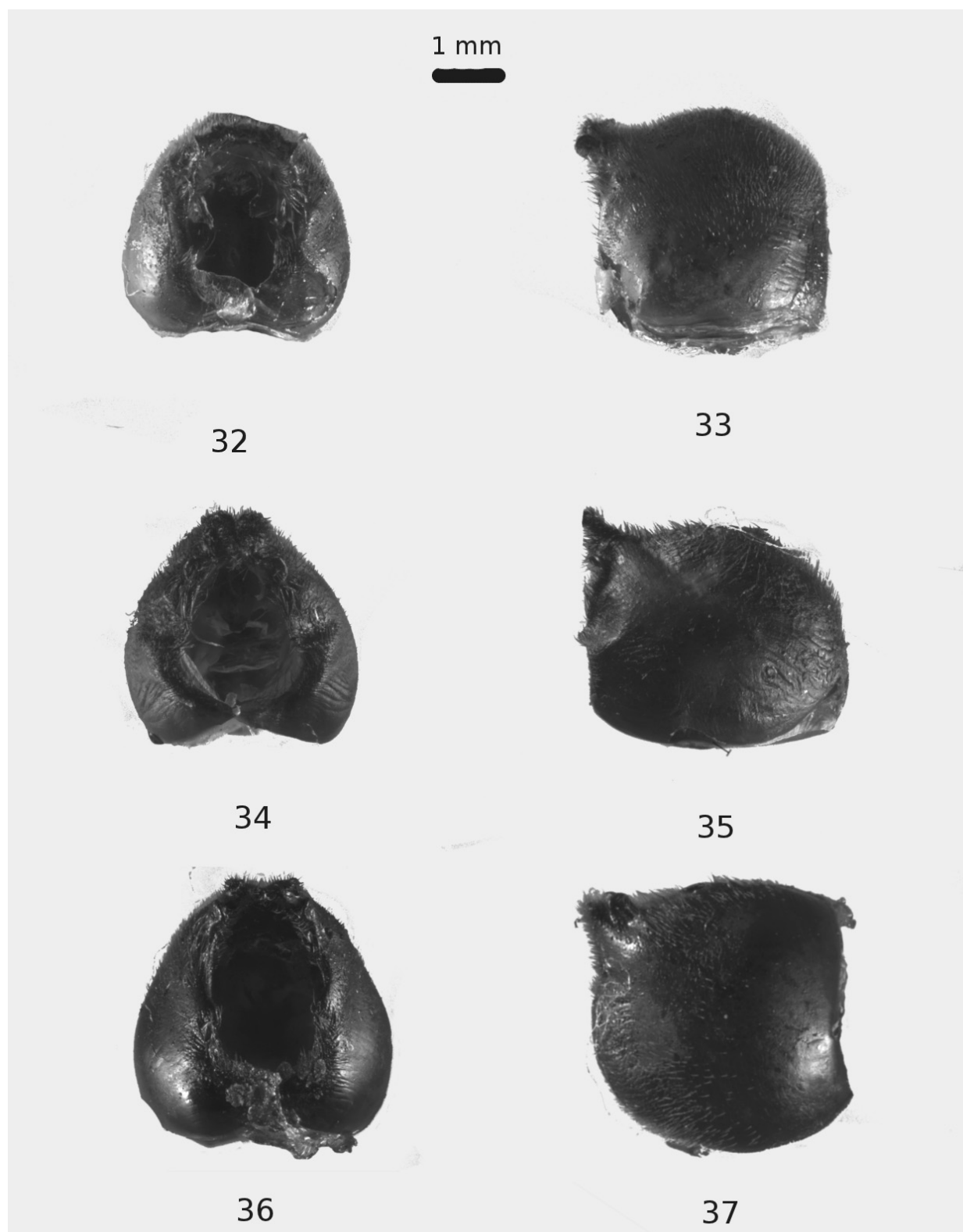
Resumen taxonómico

Distribución conocida. La descripción original no incluye información acerca de su procedencia. Posteriormente, Van Duzee (1901) la registra para la Guyana Británica. En esta contribución otra especie, *P. hector*, se sinonimiza con *P. nervosus*. Por su parte, *P. hector* fue descrita de México, señalando al estado de Tabasco como la localidad tipo y subsecuentemente citada para Honduras, Nicaragua y Panamá (Stål, 1862; Distant, 1881-1893; Lethierry y Severin, 1894; Van Duzee, 1901; Blöte, 1938; O'Shea, 1980; Brailovsky et al., 1995; Packauskas, 2010). **Guyana Británica:** Bartica. **Honduras:** isla Roatan. **México:** Puebla (valle de Tehuacán); Tabasco (Venta de Zopilote y Teapa); Veracruz (Atoyac); Yucatán (Valladolid). **Nicaragua:** Chontales. **Panamá:** San Feliz y volcán de Chiriquí.

Material tipo examinado. Se examinó el holotipo macho de *P. hector* Stål (NHRS) y el holotipo hembra de *P. nervosus* Dallas (BMNH). Al comparar el material tipo de ambas especies no se encontraron caracteres estructurales, ya sea externos o internos, o alguna variancia cromática que permitiera su reconocimiento y, por ello, *P. hector* es considerado como sinónimo de *P. nervosus*.

Registros nuevos. **Belize:** 1H, Stan Creek Valley, Old Mullens River Rd., 24-VIII-1926, M. W. Hetz (UATA); 2M, 2H, Cayo District, Santa Familia, 18-XI-1988, D. B. Thomas (UMRM, UNAM); 5M, 5H, S. C. Mi 14, Southern Hwy, 19-VIII-1977, L. y C. W. O'Brien (UMRM). **Colombia:** 1M, Villavicencio, 18-VII-1938, H. Dybas (FMNH); **Costa Rica:** 2M, 3H, provincia Guanacaste, Cañas, 150 m, 13-VII-1966, S. L. Wood (BYU); 1H, provincia Limón, Guapiles, 300 m, 22-VIII-1966, S. L. Wood (BYU); 1H, provincia Limón, Estación Cuatro Esquinas, Parque Nacional Tortuguero, IV-1993, R. Delgado (INBIO); 1M, 3H, provincia Guanacaste, Estación Palo Verde, Parque Nacional Palo Verde, 10 m, 1-II-1979, 25-III-21-IV-1992, A. Gutiérrez (CUIC, INBIO); 4M, 1H, provincia Guanacaste, Parque Nacional Barra Honda, 100 m, II-1992, M. Reyes (INBIO); 2M, provincia Guanacaste, playa Naranjo, Parque Nacional Santa Rosa, V-1991, E. Alcázar (INBIO); 1M, 4H, provincia Guanacaste, Estación Maritza, lado O del volcán Orosi, 600 m, 27-II-10-III-1992, A. Marín, D. García (INBIO); 1M, 1H, provincia

Guanacaste, Estación Pitilla, 9 km S de Santa Cecilia, 700 m, VI-1988, D. Acevedo (INBIO); 1H, provincia Alajuela, Naranjo, 10-I-1982, X. González (UNAM); 1H, provincia Alajuela, Zapote de Upala (vic. Bijagua), 7-VII-1973, R. Ortiz (UNAM); 1H, provincia San José, San Isidro de General, 22-XI-1962, R. Casebeer (UNAM). **Ecuador:** 1M, 1H, Guayaquil, F. Campos (USNM). **El Salvador:** La Libertad, 10 m, 27-XI-1971, S. y L. Steinhäuser (UNAM). **Guatemala:** 3H, Retalhulen, El Asintal, finca Santa Margarita, 11-III-1989, 10-IV-1989, K. y S. Bloem (UCDC); 1M, km 120, carretera Guatemala-Mazatenango, 9-VIII-1985, E. Barrera (UNAM); 1H, San Sebastián, 1925, L. Thiel (USNM); 1H, departamento Sosola, finca Olas de Moca (USNM); 1M, Matas de Gálvez, P. J. Spangler (USNM). **Honduras:** 9M, 10H, río Grande, IX-1931, J. J. White (USNM); 1M, 2H, Punta Gorda, VII-1931, J. J. White (USNM); 1M, Roatan (USNM); 1H, Bonacca R., IX-1916 (USNM); 1H, Siguatopeque, 20-VI-1979, J. A. Chemsak (UNAM); 1H, 30 km E de Tegucigalpa, 10-VII-1980, Madriñán (UNAM); 1M, departamento Francisco Morazán, 3.2 km S de Cantaranas, 1-VI-1992 (FSCA); 1H, Olanchito, 6.7 mi NE La Unión, 26-V-1996, F. G. Andrews y A. J. Gilbert (CSCA). **México:** Veracruz: 1H, San Carlos, XII-1939, J. Camelo (USNM); 1H, Cardel, La Gloria, X-1937, J. Camelo (USNM); 1M, Dos Caminos, 23-I-1975, L. Rivera (UNAM); 1M, Zempoala, 20-XI-1972, R. Méndez (UNAM); 3 mi S de Tinajillas, 25-X-1979, R. Turnbow (UGAG). Puebla: 1H, Patla, 16-IV-1975, H. Brailovsky (UNAM); 1H, Venustiano Carranza, rancho La Palma, 11-IX-2004, H. Brailovsky (UNAM); 1H, Tehuacán, 10-VII-1996, E. Barrera, G- Ortega-León, C. Mayorga (UNAM). Morelos: 1H, Cuernavaca, XII-1944, N. L. Krauss (USNM); 1H, Cuernavaca, VII-VIII-1903, W. L. Tower (USNM); 1M, Cuautla, 30-I-1998, H. Brailovsky (UNAM); 3M, 2H, Xochicalco, 22-VI-2002, F. Brailovsky, W. Sohn (UNAM). Oaxaca: 1H, La Concordia, Pochutla, 12-IV-1933, Morton (USNM); 1M, km 25 desviación San Gabriel Mixtepec, cerro del Aire, Juquila, 787 m, 16°06'23'' N, 97°13'39'' O, 3-XII-2004, E. Barrera (UNAM); 1M, 1H, San Mateo Yetla, 25-IX-1989, A. Cadena (UNAM). Guerrero: 2H, Taxco, IX-1944, N. L. Krauss (USNM); 3M, 5H, Acahuizotla, 475 m, 19-XI-1983, 13-14-VI-1998, A. Ibarra, C. Sánchez, J. Vargas (UNAM); 1M, 2H, Mochitlán, Acahuizotla, 750 m, 10-X-1989, L. Delgado (UNAM); 1M, Mozimba, Acapulco, 25-X-1980, W. López Forment (UNAM); 1H, Titicilco Estanque, 5 km al N de Acahuizotla, 17°23'26.6'' N, 99°27'04.5'' O, 30-IX-2008, C. Pérez (UNAM); 1M, Acapulco, 23-VII-1950, Drake y Huttes (USNM); 1M, Cacaltongo 4 km N de Taxco, 18-V-1994, C. Sánchez (UNAM); 1M, Acatlán, 17-XI-1974, W. López Forment (UNAM). Colima: 3H, volcán de Colima, L. Conrad (USNM); 3M, 2H, ciudad de



Figuras 32-37. Pigóforos en vista dorsal y lateral de *Pachylis* spp.; 32-33, *P. nervosus* Dallas; 34-35, *P. pharaonis* (Herbst); 36-37, *P. tenuicornis* Dallas.

Colima, IX-1995 (UNAM); 1M, Jalisco: 1M, 1H, Puerto Vallarta Air Port, 15-VII-1987, R. Turnbow (UGAG); 1M, 1H, San Cristóbal de la Barranca, km 21, 14-VII-1995, A. Gamboa (CUCBA); 1M, 3H, río San Nicolás, 7-VII-1989, E. Ramírez (UNAM); 1M, volcán Tequila, 1 445 m, 30-IX-2010, G. Nogueira, (UNAM); 17M, 12H, Estación Biológica Chamela, 21-23-VII-1980, 27-VIII-1988, 8-XI-1988, 17-VI-1989, 5-XI-1989, 7-VI-1990, A. Pescador, G. Ortega-León, A. Cadena, C. Mayorga, E. Ramírez (UNAM); Hidalgo: 8M, 9H, km 186 carretera Ixtlahuaco-Huejutla (El Balcón), 29°03'38" N, 98°33'76" O, 780 m, 30-VII-1999, E. Barrera (UNAM); 1M, cerro Colorado, 18-VIII-1992, A. Pérez (UNAM). Durango: 6M, 1H, Los Chirimoyos, 20-X-1982, M. García, A. Ibarra (UNAM). Chiapas: 1H, Tapachula, 19-IV-1983, H. Brailovsky (UNAM); 1M, Tuxtla Gutiérrez, D. B. Thomas (UNAM); 1M, 5 km S de Chicoasen, 10-VI-1989, D. B. Thomas y H. Howden (UNAM). Michoacán: 1H, Juanacatlán, 18-X-1948, C. Bolívar (UNAM); 2M, Tzitzio Queretarrillo, 7-IV-1997, 4-XI-1997, G. Martínez (UNAM); 1H, Aguililla, 31-VII-1983, F. Arias (UNAM). Estado de México: 3M, Valle de Bravo, 400 m, 20-II-1970, H. Brailovsky (UNAM). Tabasco: 1H, Teapa, 30-XI-1986, H. Brailovsky (UNAM). San Luis Potosí: 1M, 1H, El Salto, IX-1950, 3-VII-1968, D. Peláez, H. V. Weems (FSCA, UNAM); 1M, Ciudad Valles, 10-V-1950, D. Peláez (UNAM). Quintana Roo: 1M, Coba, 3-XI-1981, E. Barrera (UNAM); 1H, El Naranjal, 6-VI-1985, M. González, (UNAM); 1H, near Cancún, 7-VIII-1990, H. V. y C. B. Weems (FSCA). Sinaloa: 1M, Mazatlán, 15-IX-1918, J. A. Kusche (USNM); 1H, Copala, 605 m, 2-I-1979, C. L. Hogue (UNAM). Tamaulipas: 6M, 5H, Rancho de Cielito, 4 km O de Encino, 24-25-III-1980, E. G. Riley (UMRM). Yucatán: 3M, 4H, Chichen Itza, 20-III-1990 (UNAM). **Nicaragua:** 2M, 2H, Sebaco, 10-XII-1993, J. Munguía (MELN); 2H, Ometepe, III-1994, J. P. Desmedt (MELN); 3M, Masaya, Las Flores, II-2000, B. Téllez (MELN). **Panamá:** 1H, Bugaba (USNM); 1M, 1H, Canal Zone, Ft Clayton, 5-V-1929 (USNM); 9M, 6H, Canal Zone, Ancona, 21-X-1937, IX-1940 (USNM); 1M, playa Farfán, 15-VII-1976, W. E. Clark (USNM); 1M, 1H, Pipeline Road, 30-VI-1974 (USNM); 1H, Balboa, V-1976, P. Joos (USNM); 2M, 1H, Valle de Chiriqui, (USNM); 1M, San Lorenzo, 18-V-1978, R. Johnson (USNM); 1M, Arraijan, río Indio, 1958, A. Barria (USNM); 2M, Canal Zone, Gatun, West Creek Trail, 30-XII-1985, John y Steven Mac Donald (UNAM); 1M, 1H, Canal Zone, Corozal, 7-III-1934, R. Bliss (UNAM); 1H, La Chorrera, 13-IV-1944, R. H. Arnett (CUIC); 1M, isla Taboga, 14-VII-1974, Hespeneheide (UMRM).

Comentarios taxonómicos. Al igual que *P. laticornis*, presenta los artejos antenales III y IV bicolors, y con o sin una mancha discoidal amarilla centro-lateral en

cada segmento conexival. La longitud total de cuerpo es relativamente más pequeño en *P. laticornis*, está recubierto por una pilosidad dorada, y la dilatación del artejo antenal III es de menor tamaño, alargada y de un tono más pálido (Fig. 15). En *P. nervosus* la dilatación del artejo antenal III es amplia, simétrica y de un tono rojizo (Fig. 14).

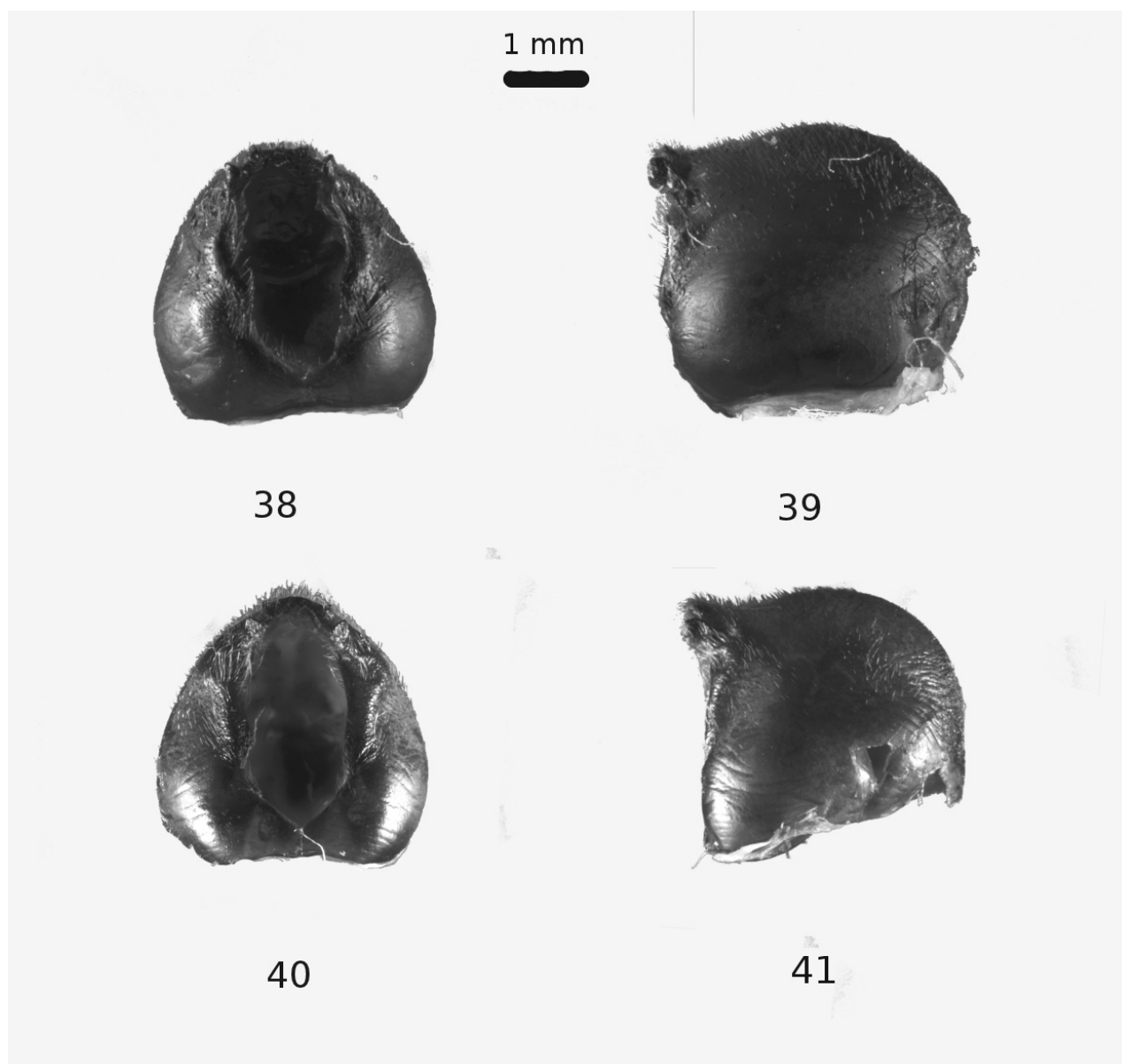
***Pachylis peramplus* n. sp.**

(Figs. 9, 10, 23, 40-41)

Descripción. *Holotipo macho.* Individuos robustos, pardo claro o pardo rojizo y recubiertos de una fina pilosidad. Cabeza. Subcuadrada, dorsalmente parda, ligeramente más oscura que el pronoto, en especial los tubérculos anteníferos que presentan el ápice de un tono más claro; artejo antenal I anaranjado pálido con la unión basal y apical negras, II anaranjado pálido y con la unión apical negra, III amarillo en la parte media basal y el resto negro, con la dilatación simétrica y redondeada, y el IV pardo o pardo rojizo con la parte basal pardo clara a pardo amarillenta; artejos rostrales pardo claros (Fig. 10). Tórax. Pronoto. Pardo claro a pardo rojizo, bordes anterolaterales ligeramente nodulosos, ángulo humeral expuesto y obtuso, bordes posterolaterales sinuados y con el margen del tercio medio y posterior pardo amarillo, borde posterior ligeramente sinuado y con el margen pardo amarillo, pleura pardo rojiza. Patas. Pardo claras, fémures con manchas negras distales laterales a la línea media, lóbulo de la metacoxa tubercular, espina de la tibia posterior pardo rojiza con el ápice negro, artejos tarsales I y II pardo amarillos, y el III negro con la mitad anterior pardo amarillo. Escutelo. Pardo rojizo. Hemélitro. *Corium* y *clavus* pardo claro rojizo con las venas pardo claro amarillas poco contrastantes. Abdomen. Esternitos abdominales pardo rojizos con los márgenes posteriores de cada segmento pardo oscuros o negros; conexivo expuesto; segmentos conexivales pardo rojizos con una mancha amarilla media cercana al margen de cada segmento; segmento conexival III con una espina pequeña, IV-VI con una espina mediana y el VII con una espina diminuta. Genitalia. Parámetros (Fig. 23). Pigóforo. Borde posterior convexo (Figs. 40-41).

Hembra. Color y estructura semejante al holotipo macho. Cuerpo más ancho y con el conexivo conspicuamente expuesto, venas coriales ligeramente más contrastantes, mancha amarilla de los segmentos conexivales de mayor tamaño, segmentos conexivales III-VII armados con una espina diminuta.

Medidas. Primero el macho después la hembra. Cabeza. Longitud total: 2.38, 2.40; anchura a través de los ojos: 3.10, 3.20; distancia interocular: 1.70, 1.83; longitud de los artejos antenales: I, 5.60, 5.90; II, 5.00, 4.80; III, 3.60, 3.70; IV, 8.00, 7.08. Pronoto. Longitud total: 7.70, 8.10; anchura a través de los ángulos humerales: 11.00, 12.55.



Figuras 38-41. Pigóforos en vista dorsal y lateral de *Pachylis* spp.; 38-39, *P. furvus* n. sp.; 40-41, *P. peramplus* n. sp.

Escutelo. Longitud total: 3.00, 4.30; anchura: 4.10, 4.80. Longitud total del cuerpo: 31.10, 35.20.

Resumen taxonómico

Material examinado. Holotipo macho. Colombia: Aragua, Muzo, V-1976, A. Díaz F. (UNAM). Paratipos. **Colombia:** 2M, Bunda, 15-VII-1902, H. N. Howland (CUIC); 2M, 2H, Santa Marta, 25-VIII-1902, H. N. Howland (CUIC); 1H, Muzo, sin más datos (USNM); 1M, 1H, sin datos (USNM). **Ecuador:** 1H, provincia Carchi, Pallón, 1 030 m, IX-X-1983, J. Levy (USNM); 1H, Pichincha, río Silanchi, 640 m, 30-IV-1995, E. Baus (USNM). **Panamá:** 1H, Canal

Zone, Gatun Spillway, 9°17' N, 79°56' O, 30-I-1973, D. Engleman (USNM); 1M, 1H, Canal Zone, Paraíso, 8-II-1911, 14-IV-1911, E. A. Schwartz (USNM); 1M, sin datos (USNM).

Etimología. El nombre científico está dado por ser una especie robusta y de gran talla.

Comentarios taxonómicos. Es la única especie de *Pachylis* que posee los artejos antenales I y II mayormente anaranjado pálido (Fig. 10). En las restantes especies son de color negro. En *P. peramplus* y *P. nervosus* la dilatación de artejo antenal III está muy ensanchada, discoidal y

simétrica. Los 4 artejos antenales de esta nueva especie son bicolors y los artejos tarsales I y II son pardo claros, y el III negro con la parte basal pardo clara (Fig. 14). En *P. nervosus* los artejos antenales I y II son totalmente negros y tanto el III como el IV bicolors y los artejos tarsales I y II son rojizos, y el III negro. La vena claval y coriales de *P. nervosus* son amarillas y contrastan contra la superficie hemelital y en *P. peramplus* no llegan a destacar.

Pachylis pharaonis (Herbst)

Cimex pharaonis Herbst, 1784: 6: 658

(Figs. 6, 17, 20, 34-35)

Redescripción. Especie robusta y de gran talla. Machos: 28.80-38.50 mm. Hembras: 30.90-33.80 mm, pardo o negruzco y con tintes rojizos. Cabeza. Subcuadrada negra; artejos antenales negros; dilatación del tercer artejo antenal alargado, simétrico (Fig. 17). Tórax. Pronoto. Cercanamente trapezoidal, glabro, declivente, negro y con los márgenes, excepto el borde posterior rojizo; franjas longitudinales rojizas corriendo paralelas a los bordes anterolaterales; borde anterior entero y suavemente cóncavo; bordes anterolaterales rectos o ligeramente sinuados, con trayectoria oblicua y ligeramente nodulosos; ángulos frontales cortos, obtusos y redondeados; ángulos humerales lateralmente expandidos con el ápice subagudo; bordes posterolaterales lisos y sinuados; borde posterior cóncavo; abertura del peritremio osteolar ventrolateral y cercano a la línea media presentando los lóbulos fusionados semejando una proyección; propleura negra y con una franja irregular anaranjada rojiza en la mitad anterior; mesopleura negra y con una franja central anaranjada rojiza dejando los bordes anterior y posterior negros; metapleura negra y con una franja longitudinal delgada anaranjada rojiza que cruza al tercio medio. Escutelo. Negro con los bordes laterales, el ápice y una franja longitudinal e irregular que corre del tercio medio de la base hasta la mitad del disco escutelar anaranjado oscuro. Patas. Pardas o negras, fémures distalmente armados con al menos un par de espinas ventrales, lóbulo de la coxa posterior del macho nodular. Hemélitro. *Corium* y *clavus* negros o pardo oscuro y con las venas amarillo anaranjadas; membrana hemelital pardo rojiza. Abdomen. Dilatado, dorsalmente negruzco o pardo rojizo y con el conexivo conspicuamente expuesto; margen pleural de los esternitos abdominales III a VII con una mancha rectangular anaranjada rojiza, dejando los bordes anterior y posterior negros; segmentos conexivales III a VII con una mancha rectangular anaranjada o rojiza con los bordes anterior y posterior negros; macho con los ángulos posteriores de los segmentos conexivales IV a VII armados con una espina mediana y el III con una espina pequeña, y la hembra con las espinas pequeñas en los segmentos conexivales IV-VI. Genitalia. Macho.

Parámetros (Fig. 20). Pigóforo. Borde posterior con 2 proyecciones lobuladas (Figs. 34-35).

Resumen taxonómico

Distribución conocida. Argentina, Brasil, Guyana Británica, Guyana Francesa, Panamá y Surinam. **Argentina:** Misiones. **Brasil:** Pará, Rio de Janeiro, Minas Geraes. **Guyana Francesa:** Cayenne. **Panamá.** **Surinam:** Paramaribo (Dallas, 1852; Stål, 1862, 1870; Distant, 1881-1893; Lethierry y Severin, 1894; Pennington, 1921; Blöte, 1938; O'Shea, 1980; Packauskas, 2010).

Registros nuevos. **Argentina:** 1M, Misiones, Iguazú, 14-XI-1981, R. Foerster (UNAM); 1H, Misiones, Posada, VI-1972, D. Carpintero (UNAM); 1H, Misiones, San Ignacio, X-1982, D. Carpintero (UNAM). **Bolivia:** 1M, 2H, Tumapasa, XII (único dato), W. Mann (USNM); 1M, Guanay, La Paz, X-XI-1992 (USNM). **Brasil:** 1H, Minas Gerais, Araxa, 22-XI-1965, C. Elías (UNAM); 1M, Amazonas, Benjamin Constant, río Yavari, IV-1942, A. Abaut (UNAM); 1M, Santa Catarina, Seara, Nova Teutonia, 30-XI-1993, F. Plaumann (UNAM); 1H, Bahia Encruzilhada, XII-1980, A. Martínez y M. Alavarenga (UNAM); 1M, Rodonia, Ariquemes 62 km SW de Ariquemes, Fzda Rancho Grande, 11-XI-1994, C. W., y L. B. O' Brien (UNAM); 1M, Santa Teresa, 3-XII-1964, C. Elías (UNAM); 2H, Chapada XI (único dato) (USNM); 2H, Ygaripe (USNM); 1H, Vicos, Minas Gerais, IX-X-1929, E. J. Hambleton (UNAM); 4M, 1H, Altiplano Central Goiás, X-1945, Payne (USNM); 2M, 2H, Pirapora 5-XI-1950, J. Paulo J. Ferrera (USNM); 1M, 2H, Minas Gerais, 2-XI-1997, T. J. Henry y A. Silva Paula (USNM); 1M, São Paulo, Mauá, 20-X-1961 N. L. H. Krauss (USNM); 1H, Barueri Jaras, Hambore, 29-XI-1950, J. Paulo J. Ferrera (USNM); 1M, Guanabara, Rio de Janeiro, X-1963, M. Alveranga (USNM). **Colombia:** 1H, (sin datos) (USNM). **Costa Rica:** 1H, Puntarenas, Estación Agujas, sendero Ajo, 300 m, 7-11-I-1998, A. Azofeifa (UNAM); 1H, Estación Agujas, sendero Zamia, 300 m, 30-IV-1996, A. Azofeifa (UNAM); 1M, San José (USNM). **Ecuador:** 2H (sin datos) (USNM); 1M, Sarayacu, M. L. Velasco (USNM). **Guyana Francesa:** 1M, Cayenne (USNM); 1M, 1889 (UNAM); 1M, río Mana, 1917 (UNAM); 2H, río Maroni, G. Morberg (USNM). **Panamá:** 1M, Zona Central (sin datos) (USNM). **Paraguay:** 3M, 6H, Horqueta 45 mi E de río Paraguay, 23-XI-1993, A. Schulze (USNM); 1M, Villa Rica X-1934, F. Schade (USNM). **Perú:** 1M, Loreto, Maynas, río Napo, 20 mi NE de Iquitos, 9-XII-1980 (USNM); 1M, 1H, Satipo, 15-XI-1941, P. Paprzycki (USNM); 1H, Satipo, 23-X-1941, L. Peña (USNM); 1M, 1H, Iquito, río Amazonas, 23-V-1927, H. Bassler (USNM); 1H, 15 mi NE Tingo María, 11-XI-1954, E. I. Schlinger (USNM Plaza Curupao, Guarenas, 450 m, 20-V-1963 C. Bordón (UNAM); 1H, Monagas, Bolívar, Caripito, 18-IV-

1942 (UNAM)); 1H, Yurimaguas, IV-1920, H. S. Parish (USNM). **Venezuela:** 1H, Mérida (USNM); 1H, Miranda, Bolívar, Caripito, 18-IV-1942 (UNAM).

Comentarios taxonómicos. Junto con *P. bipunctatus* y *P. tenuicornis* pertenece al grupo de especies que presentan los artejos antenales I-IV enteramente negros (Fig. 17). Queda segregada por ser la única especie que presenta en el pronoto 2 franjas rojas longitudinales, y el escutelo con una franja media longitudinal y los márgenes laterales amarillos. Además, es la única especie que presenta el tubérculo de la coxa posterior como un nódulo muy similar a algunas especies incluidas dentro del género afín *Thasus*. En las otras 2 especies tanto el disco pronotal como el disco escutelar son de tonos pardos o pardo oscuros uniformes.

Pachylis tenuicornis Dallas

Pachylis tenuicornis Dallas, 1852: 384.

(Figs. 7, 16, 21, 36-37)

Redescripción. Especie de gran talla. Machos: 24.00-29.80 mm Hembras: 29.80-30.00 mm, dorsalmente pardo oscuro y ventralmente pardo rojizo, con una fina pilosidad amarilla brillante Cabeza. Subcuadrada con el dorso negro y ventralmente pardo clara, tubérculos anteníferos pardo oscuro, artejos antenales negros, artejos antenales I y II de tamaño similar, artejo III el de menor tamaño con la dilatación inconspicua (Fig. 16) y el IV más de 2 veces más largo que el III. Torax. Pronoto. Semitrapezoidal pardo oscuro o pardo rojizo; bordes anterolaterales con trayectoria oblicua y con el tercio distal ligeramente noduloso; ángulos humerales subagudos; bordes posterolaterales y el borde posterior sinuados ligeramente más claros que el disco pronotal; propleura, mesopleura y metapleura pardo rojiza con una mancha anaranjada rojiza; propleura y mesopleura con una diminuta área pilosa; apertura del peritremio osteolar lateral al eje central. Escutelo. Pardo. Patas. Fémures pardos, tibias negruzcas y los tarsos negros, primer artejo tarsal con una pilosidad pálida ventral, lóbulo de la coxa posterior de los machos desarrollada y fungiforme, fémures armados al menos con un par de espinas distales, en los machos los fémures posteriores presentan al menos un par de espinas medianas en la parte media y otro par en la parte distal, tibias de la hembra con el tercio distal armado con 5 espinas pequeñas, tibias posteriores de los machos con el tercio posterior armado con una espina robusta y 4 pequeñas. Hemélitro *Corium* y *clavus* pardo rojizos con las venas ligeramente más claras; membrana hemelital pardo rojiza. Abdomen. Pardo rojizo y con el conexivo expuesto, conexivo bicolor negro y con una mancha triangular amarilla anaranjada en la parte media, borde posterior de los segmentos conexivales de la hembra IV a VII armados con una espina pequeña, en los machos el borde posterior del segmento conexival IV está

armado con una espina pequeña y el borde posterior de los segmentos V a VII con una espina mediana. Genitalia. Macho. Parámetros (Fig. 21). Pigóforo Borde posterior concavo (Figs. 36-37).

Resumen taxonómico

Distribución conocida. La descripción original de esta especie no indica alguna localidad concreta manteniéndose como "localidad desconocida". Posteriormente, fue citada para Brasil y Ecuador. **Brasil:** Rio de Janeiro, São Paulo. **Ecuador:** río Araujo (Dallas, 1852; Walker, 1871; Blöte, 1938; O'Shea, 1980; Packauskas; 2010).

Material tipo examinado. Sintipo hembra (BMNH).

Registros nuevos. **Brasil:** 1M, 1H, Estación Biológica Boraceia, 1-XI-1967, A. Barroso, F. y R. Trau (UNAM); 1M, Santa Catarina, Joinville, X-1944, A. Pohl (UNAM); 1H, São Paulo, Osasco, 9-XI-1956, M. A. Vulcano (UNAM).

Comentarios taxonómicos. Esta especie junto con *P. bipunctatus* presentan los artejos antenales totalmente negros, la dilatación del artejo III diminuta (Figs. 12, 16) y los tarsos enteramente negros. Queda segregada por ser de mayor tamaño, los segmentos conexivales poseen una mancha triangular amarilla anaranjada y las espinas en el ángulo posterior del conexivo son de mayor tamaño. En *P. bipunctatus* los segmentos conexivales son unicolores.

Especies *incertae sedis*

Pachylis obscura Spinola

Pachylis obscura Spinola, 1837: 137-138.

Spinola (1837) describe esta especie basándose en un macho y una hembra procedentes del Senegal, África. En el texto el autor señala que de acuerdo con su criterio estos individuos deben en realidad pertenecer a la fauna de la América meridional, tratándose, por tanto, de un etiquetado erróneo. Por otra parte, esta especie no había vuelto a citarse en los catálogos ni en los trabajos que versan acerca de la familia Coreidae, hasta que recientemente Livermore et al. (2013) la incorpora. En la descripción original se señala que los artejos antenales II y III son bicolores, con ello guarda relación con *P. argentinus*, *P. laticornis* y *P. nervosus* Dallas, sin embargo, los restantes caracteres estructurales y cromáticos no permiten definir este taxón. La búsqueda del material tipo en diferentes museos no fructificó, por lo que la conservamos como *incertae sedis*.

Pachylis striatus (Thunberg)

Pendulinus striatus Thunberg, 1825: 6.

La localidad tipo de esta especie está señalada como India Oriental. La descripción original no es relevante, siendo muy general y ante la imposibilidad de localizar el material tipo se procede a mantenerla como *incertae sedis*.

Clave para separar las especies de *Pachylis*.

- 1-Artejo antenal III enteramente negro, elíptico y escasamente dilatado (Fig. 12).....2
- 1'-Artejo antenal III bicolor, con el tercio basal o la mitad basal roja o amarilla y el resto negro y claramente dilatado o foliado (Fig. 15).....4
- 2-Disco pronotal negro y con 2 o 3 franjas longitudinales anaranjada rojizas a rojizo oscuro; segmentos conexivales III a VII anaranjado rojizo y con el margen anterior y el borde posterior negros; escutelo pardo rojizo con los márgenes laterales, el ápice y una franja longitudinal media amarilla..... *P. pharaonis* (Herbst)
- 2'-Disco pronotal pardo pálido y desprovisto de franjas longitudinales anaranjada rojiza o rojiza oscura; escutelo pardo oscuro y con los márgenes laterales y el ápice anaranjado oscuro.....3
- 3-Segmentos conexivales III a VII pardo oscuro; pronoto ampliamente expandido con una anchura mayor de 13.20 (machos) y 11.20 (hembras); individuos robustos.....*P. bipunctatus* (Thunberg)
- 3'-Segmentos conexivales III a VII pardo rojizos, con una mancha triangular amarilla cercana al tercio medio; pronoto medianamente expandido, con una anchura menor de 11.60 (machos) y 10.90 (hembras); individuos relativamente más esbeltos.....*P. tenuicornis* Dallas
- 4-Artejo antenal I anaranjado pálido con la unión basal y apical negras; artejo antenal II anaranjado pálido con la unión apical negra (Fig. 10)..... *P. peramplus* n. sp.
- 4'-Artejos antenales I y II negros o pardo rojizo (Fig. 15).....5
- 5.Margen posterior y márgenes posterolaterales del pronoto pardo rojizos a negros y unicolores con respecto al disco pronotal.....6
- 5'-Margen posterior y márgenes posterolaterales del pronoto amarillo pálido o amarillo oscuro y contrastando o no con respecto a la superficie del disco pronotal.....7
- 6-Segmentos conexivales III a VII pardo rojizos y desprovistos de una mancha subtriangular amarilla..... *P. laticornis* (Fabricius) (en parte)
- 6'-Segmentos conexivales III a VII pardo rojizos y con una mancha subtriangular amarillo pálido que se extiende más allá del borde superior (Fig. 8)..... *P. furvus* n. sp. (en parte)
- 7- Márgenes anterolaterales del pronoto amarillos o amarillo anaranjado oscuro; segmentos conexivales III a VII pardo rojizos y con una amplia mancha mesial cuadrada o alargada amarillo a amarillo anaranjada rojiza; márgenes laterales del escutelo amarillos; trocánteres, fémures y tibias de los 3 pares de patas negros; margen pleural de los esternitos abdominales negros y con una franja mesial amarilla cuadrada o alargada; ángulos humerales del pronoto agudos y elevados.....*P. argentinus* Berg
- 7'-Márgenes anterolaterales del pronoto pardo rojizos a negros; segmentos conexivales III a VII pardo rojizos y desprovistos de una mancha alargada o cuadrada mesial amarilla; márgenes laterales del escutelo pardo rojizos o negros y unicolores con respecto al disco escutelar; trocánteres, fémures y tibias de los 3 pares de patas nunca enteramente negras; margen pleural de los esternitos abdominales III a VII pardo rojizos y desprovistos de una mancha cuadrada o alargada mesial amarilla; ángulos humerales del pronoto obtusos.....8
- 8-Vena claval y coriales amarillas y contrastando con la superficie hemelital pardo rojizo; borde posterior del pronoto cóncavo.....*P. nervosus* Dallas
- 8'-Vena claval y coriales unicoloras con respecto al disco hemelital; borde posterior del pronoto recto.....9
- 9-Segmentos conexivales III a VII pardo rojizos y desprovistos de una mancha subtriangular amarilla..... *P. laticornis* (Fabricius) (en parte)
- 9'- Segmentos conexivales III a VII pardo rojizos y con una mancha subtriangular amarillo pálido que se extiende más allá del borde superior (Fig. 8)..... *P. furvus* n. sp. (en parte)

Agradecimientos

Agradecemos a las siguientes personas e instituciones el haber facilitado en calidad de préstamo parte del material aquí estudiado, así como las sugerencias durante el desarrollo del mismo: Mick Webb (BMNH), Richard Baumann (BYU), Norman D. Penny y Vincent Lee (CASC), John Rawlins (CMNH), Richard Garrison

(CSCA), José Luis Navarrete (CUCBA), James Liebherr y Richard C. Hoebecke (CUIC), P. P. Parrillo (FMNH), Julieta Brambila (FSCA), Jesús Ugalde (INBIO), Augusto L. Henriques y José Alberto Rafael (INPA), Brian Harris (LACM), Diego Carpintero (MABR), Jean Maes (MELN), Pablo Matías Dellapé (MLPA), Sonia Casari (MZUS), Gunvi Lindberg (NHRS), Giovanni Onore (PUCE), Ivonne D. van Nierop (RMNH), Wolfgang Neassig (SMFD), Carl

A. Olson (UATA), Steven L. Heydon (UCDC), Cecil L. Smith (UGAG), Robert Brooks (UKS), Robert Sites (UMRM), Carlos Eduardo Sarmiento (UNDC), Thomas J. Henry (USNM), Wilford J. Hanson (USUL), Hans Mejlön (UZI), Jürgen Deckert (ZMHU), H. Strümpel (ZMUH). Especial agradecimiento a E. Barrera (UNAM) por la asesoría en las tomas fotográficas.

Literatura citada

- Berg, C. 1879. Hemiptera Argentina enumeravit speciesque novas. Paul E. Conti, Bonariae 1-316.
- Berg, C. 1881. Sinonimia y descripción de algunos Hemípteros de Chile, del Brasil y de Bolivia. Anales de la Sociedad Científica Argentina 5:231-260.
- Blöte, H. C. 1938. Catalogue of the Coreidae in the Rijksmuseum van Natuurlijke Historie. Part IV. Coreinae. Third part. Zoologische Mededelingen 20:275-308.
- Bosq, J. M. 1937. Lista preliminar de los Hemípteros (Heterópteros), especialmente relacionados con la agricultura nacional. Revista de la Sociedad Entomológica Argentina 9:111-134.
- Bosq, J. M. 1940. Lista preliminar de los Hemípteros (Heterópteros) especialmente relacionados con la agricultura nacional. Revista de la Sociedad Entomológica Argentina 10:399-417.
- Brailovsky, H., C. W. Schaefer, E. Barrera y R. J. Packauskas. 1994. A revision of the genus *Thasus* (Hemiptera: Coreidae: Coreinae: Nematopodini). Journal New York Entomological Society 102:318-343.
- Brailovsky, H., C. Mayorga, G. Ortega-León y E. Barrera. 1995. Estadios ninfales de los coreidos del Valle de Tehuacán, Puebla, México (Hemiptera: Heteroptera) II. Especies asociadas a Huizacheras (*Acacia* spp.) y Mezquiteras (*Prosopis* spp.): *Mozena lunata*, *Pachylis hector*, *Savius jurgiosus jurgiosus* y *Thasus gigas*. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 66:57-80.
- Dallas, W. S. 1852. List of the specimens of Hemipterous Insects in the Collection of the British Museum. Catalog of Hemiptera. Part II. Taylor and Francis Inc. London II:369-592.
- Distant, W. L. 1881-1893. Insecta. Rhynchota. Hemiptera-Heteroptera, vol. I. Biologia Centrali-Americana, London. 462 p.
- Fabricius, J. C. 1798. Supplementum entomologie systematicae. Hafniae: Proft et Storch. 511-546.
- Froeschner, R. C. 1981. Heteroptera or true bugs of Ecuador: a partial catalogue. Smithsonian Contributions to Zoology 322:1-147.
- Grazia-Vieira, J. y C. E. Casini. 1973. Lista preliminar dos heteropteros uruguayos da regio Nordeste. Pentatomidae e Coreidae (Insecta: Heteroptera). Iheringia. Serie Zoologia 44:55-63.
- Herbst, J. F. W. 1784-1789. Kurze einleitung zur kenntnis der Insekten für ungeübte und unfänger. Gottlieb, August, Lange, Berlin and Stralsund. 3 volumes, 87 plates.
- Le Peletier, A. L. M. y J. G. A. Serville. 1825. Hemiptera Heteroptera. In Encyclopédie Méthodique, G. A. Olivier (ed.). Agasse, Paris, 10:1.833.
- Lethierry, L. y G. Severin, 1894. Catalogue général des Hémiptères. Tome II. Hétéroptères. Coreidae, Berytidae, Lygaeidae, Pyrrhocoridae. Bruxelles, F. Hayez, Imprimeur de l' Académie Royale de Belgique 1-277.
- Livermore, L. J. R., V. A. Lemaître, W. R. Dolling y M. D. Webb. 2013. Coreoidea species file online. Version 5.0/5.0 (retrieval date). <http://Coreoidea.SpeciesFile.org>; última consulta: 21.III.2011.
- O'Shea, R. 1980. A generic revision of the Nematopodini (Heteroptera: Coreidae: Coreinae). Studies on Neotropical Fauna and Environment 15:197-225.
- Packauskas, R. J. 2010. Catalog of the Coreidae, or leaf-footed bugs, of the New World. Fort Hays Studies, fourth series 5:1-270.
- Pennington, M. S. 1921. Notas sobre Coreidos argentinos. Physis. Buenos Aires 5:1-39.
- Rizzo, H. F. 1976. Hemípteros de interés agrícola. Editorial Hemisferio Sur, Argentina. p. 1-69.
- Ruffinelli, A. y A. A. Pirán. 1959. Hemípteros Heterópteros del Uruguay. Boletín de la Facultad Agrícola de Montevideo 51:1-60.
- Spinola, M. 1837. Essai sur les genres d'insectes appartenants à l' ordre des Hémiptères, Lin. ou Rhyngotes, Fab. et à la section des Hétéroptères, Dufour. Chez Yves Gravier, Gènes. p. 1-383.
- Stål, C. 1862. Hemiptera mexicana enumeravit speciesque novas descripsit. Stettin Entomologische Zeitung 23:273-281.
- Stål, C. 1870. Enumeratio Hemipterorum. 1. Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar 9:1-232.
- Thunberg, C. P. 1825. Insectorum hemelytrorum tria genera, illustrata. Upsala. p. 1-10.
- Van Duzee, E. P. 1901. Notes on some Hemiptera from British Guiana. Transactions of the American Entomological Society 27:343-352.
- Walker, F. 1871. Catalogue of the specimens of Heteropterous-Hemiptera in the collection of the British Museum. London IV:1-211.



New records of fleas (Siphonaptera: Ctenophthalmidae: Rhopalopsyllidae and Stephanocircidae) from Argentinean Patagonia, with remarks on the morphology of *Agastopsylla boxi* and *Tiarapsylla argentina*

Nuevos registros de pulgas (Siphonaptera: Ctenophthalmidae: Rhopalopsyllidae y Stephanocircidae) de la Patagonia argentina, con comentarios sobre la morfología de *Agastopsylla boxi* y *Tiarapsylla argentina*

Juliana Sánchez[✉] and Marcela Lareschi

Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores, Centro Científico Tecnológico La Plata, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Universidad Nacional de La Plata. Bv. 120 s/n e/ Av. 60 y calle 61, 1900 La Plata, Argentina.

✉ julianasanchez@cepave.edu.ar

Abstract. A high diversity of fleas parasitizing sigmodontine rodents has been mentioned for Patagonia. Several of these fleas have been described having their type localities in the region, including several endemic taxa. For many species, however, the original descriptions are brief and there are no new morphological contributions. In the present study we report 8 species of fleas (Ctenophthalmidae, Rhopalopsyllidae and Stephanocircidae) parasitizing sigmodontine rodents from Argentinean Patagonia. Nineteen new parasite–host associations are reported and all studied fleas extend their known geographic range. Among them, *Tiarapsylla argentina* is mentioned for the first time for Patagonia; *Craneopsylla minerva*, *Sphinctopsylla ares*, *Polygenis* (P.) *platensis* and *Polygenis* (P.) *rimatus* are registered for the first time for Chubut, and *Agastopsylla boxi*, *Ectinorus* (E.) *ixanus* and *Ectinorus* (E.) *hapalus* for Santa Cruz, extending the southernmost limit of their geographical distribution. Also, for *A. boxi* and *T. argentina* we describe the morphology of the aedeagus, so far unknown. Results extend the morphological information of fleas and contribute to the knowledge of Patagonian biodiversity.

Key words: ectoparasites, aedeagus, distribution, Sigmodontinae, Chubut, Santa Cruz.

Resumen. Para la Patagonia se ha mencionado una gran diversidad de pulgas parásitas de roedores sigmodontinos. Varias de estas pulgas se han descrito con localidad tipo en la región, incluyendo varios taxones endémicos. Sin embargo, para muchas especies las descripciones originales son breves y no existen nuevos aportes morfológicos. En el presente estudio se registran 8 especies de pulgas (Ctenophthalmidae, Rhopalopsyllidae y Stephanocircidae) parasitando roedores sigmodontinos de la Patagonia argentina. Se reportan 19 asociaciones parásito-huésped nuevas, además, todas las pulgas estudiadas extienden su distribución geográfica conocida. Entre ellas, *Tiarapsylla argentina* se menciona por primera vez para la Patagonia; *Craneopsylla minerva*, *Sphinctopsylla ares*, *Polygenis* (P.) *rimatus* y *Polygenis* (P.) *platensis* se registran por primera vez para la provincia del Chubut y *Agastopsylla boxi*, *Ectinorus* (E.) *ixanus* y *Ectinorus* (E.) *hapalus* para la provincia de Santa Cruz, ampliando el límite sur de su distribución geográfica conocida. Además, se describe la morfología del aedeagus de *A. boxi* y *T. argentina*, desconocida hasta el momento. Estos resultados amplían la información morfológica de las pulgas y contribuyen al conocimiento de la biodiversidad patagónica.

Palabras clave: ectoparásitos, aedeagus, distribución, Sigmodontinae, Chubut, Santa Cruz.

Introduction

Fleas (Insecta: Siphonaptera) are hematophagous parasites exclusive of birds and mammals (Marshall, 1981). There are currently known about 2 120 species; approximately 80% of these are associated with mammalian

hosts, with 74% parasitizing rodents (Whiting et al., 2008). This high percentage of Siphonaptera-rodent associations is observed in all regions of the world (Krasnov, 2008); in the Patagonian province (*sensu* Morrone, 2006), most of the host records refer to sigmodontine rodents (Cricetidae: Sigmodontinae) (Autino and Lareschi, 1998; Hastriter and Sage, 2009, 2011; Sánchez and Lareschi, 2013). Moreover, a high diversity of Siphonaptera are distributed in this area, with about 50% of all species known for Argentina

Recibido: 23 septiembre 2013; aceptado: 19 noviembre 2013

(Beaucournu and Castro, 2003; Hastriter and Sage, 2009, 2011; Sánchez et al., 2009; Sánchez and Lareschi, 2013). Several of these species have their type localities in Patagonia and 17 are endemic to it (Johnson, 1957; Smit, 1987; Beaucournu and Castro, 2003; Hastriter and Sage, 2009; 2011). However, some of these are known only by holotype and for others there are no morphological studies after their original descriptions. In this context, the aim of this paper is to provide new morphological contributions for some species of fleas and renew the knowledge of the Siphonaptera of Patagonia, making known new records of geographical and host distribution for these parasites.

Materials and methods

Argentinean Patagonia reaches a total length of about 2 500 km and includes the political provinces of Neuquén, Rio Negro, Chubut, Santa Cruz and Tierra del Fuego (Rabassa, 2008). This biogeographic province presents a temperate to cold-temperate climate, with marked heterogeneity molded by combined influence of the latitudinal gradient of temperature, the west-east gradient of precipitation and strong westerly winds (Soriano et al., 1983; Oesterheld et al., 1998; Paruelo et al., 1998). These climatic factors are reflected in the characteristics of soils and vegetation, manifesting aridity as remarkable peculiarity of the area (Paruelo et al., 1998).

Studied fleas were collected in 20 localities of Chubut and Santa Cruz. Hosts were identified as the following sigmodontine rodents (Cricetidae): *Calomys musculus* (Thomas, 1913), *Eligmodontia typus* F. Cuvier, 1837, *E. morgani* J. A. Allen, 1901, *Loxodontomys micropus* (Waterhouse, 1837), *Graomys griseoflavus* (Waterhouse, 1837), *Phyllotis xanthopygus* (Waterhouse, 1837), *Abrothrix longipilis* (Waterhouse, 1837), *A. olivacea* (Waterhouse, 1837), *Chelemys macronyx* (Thomas, 1894), *Akodon iniscatus* Thomas, 1919, *A. dolores* Thomas, 1916, *Reithrodon auritus* (Fisher, 1814), and *Euneomys chinchilloides* (Waterhouse, 1839).

Fleas were prepared following the conventional techniques (see Lareschi et al., 2010) and subsequently identified using a microscope equipped with a drawing tube. Fleas were drawn and photographed. For the taxonomic identifications we followed descriptions from Hopkins and Rothschild (1953, 1956, 1962, 1966, 1971), Johnson (1957) and Smit (1987). We followed the classification of Whiting et al. (2008) for the higher taxa. Voucher specimens were deposited in the Colección de Entomología of the Museo de La Plata (MLP, La Plata, Buenos Aires, Argentina) and in the Anexo de la Colección de Mamíferos of the Centro Nacional Patagónico (CENPAT) (CNP, Puerto Madryn, Chubut, Argentina). At the moment, fleas

hold a field number, which consists in the same field number of the hosts; for each individual flea of the same host a number was added, separated by a hyphen (e.g. PPA5-1; DUS494-3). Hosts were captured, processed and identified by Ulyses Pardiñas and his collaborator group (Centro Nacional Patagónico, Argentina); rodents will be deposited at the Colección de Mamíferos of the CENPAT (CNP, Puerto Madryn, Chubut, Argentina). Acronyms of field numbers for each specimen correspond to: PPA (Proyecto Patagonia Agencia), DUS (número de campo Daniel Udrizar Sauthier), and LTU (Proyecto Localidades Tipo).

The studied specimens are listed below, indicating the number of each sex, field number, host species and locality. A brief report with comments on diagnostic characteristics, known host species, and geographical distribution is included. Moreover, we describe for the first time the aedeagus of some species, complementing their original descriptions.

Redescriptions

Family Ctenophthalmidae

Subfamily Ctenophthalminae

Agastopsylla boxi Jordan and Rothschild, 1923

Figures 1, 2

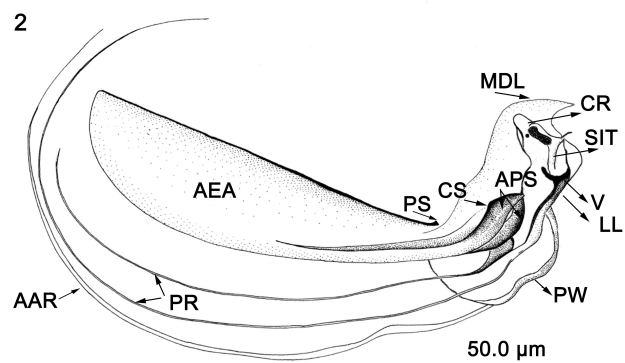
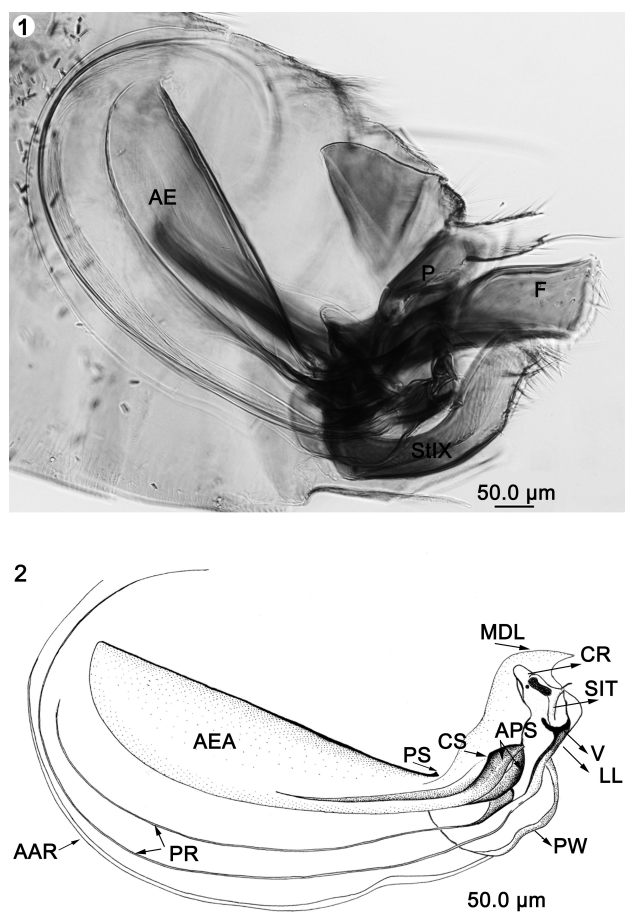
Description of the aedeagus. Aedeagal apodeme (AEA) long, portion between apex of apodeme and well-developed proximal spur (PS) about 4 times longer than broad; with 2 long apodemal struts (APS), proximal strut wider than distal strut and with pointed extension, distal strut is conical and elongated. Crescent sclerite (CS) convex, relatively long and arranged around the proximal strut. Median dorsal lobe (MDL) strongly sclerotized in the center; apical region straight. Lateral lobe (LL) elongated, narrow and straight. Sclerotized inner tube (SIT) short and oblique, base wider and apex with shape almost pointed. Crochet of aedeagus (CR) apical, arranged around the inner tube, with dorso-distal rounded margin, about 3 times longer than broad. Wall of aedeagal pouch (PW) sclerotized, upper region wider and curved than lower region. Penis rod (PR) uncoiled, subequal to longer than aedeagal apodemal rod (AAR). Sclerotized vesicle (V) located above the apex of the penis rod.

Taxonomic summary

Type host and locality. *Abrothrix longipilis* (Waterhouse, 1837); Leleque, Chubut, Argentina.

Other known hosts. Rodents (Hopkins and Rothschild, 1966; Beaucournu and Alcover, 1990).

Known geographical distribution. Southern Argentina and Chile (Beaucournu and Gallardo, 1991; Beaucournu and Castro, 2003; Sánchez and Lareschi, 2013).



Figures 1-2. *Agastopsylla boxi*, male: 1, general view of aedeagus (AE), fixed process (P), movable process (F) of the clasper, and sternite IX (StIX). 2, detail of aedeagus (AAR, aedeagal apodemal rod; AEA, aedeagal apodeme; APS, apodemal strut; CR, crochet; CS, crescent sclerite; LL, lateral lobe; MDL, median dorsal lobe; PR, penis rod; PS, proximal spurs; PW, wall of aedeagal pouch; SIT, sclerotized inner tube; V, sclerotized vesicle).

Material examined. Chubut: ex *E. chinchilloides*, Cañadón de la Madera, Sierra de Tepuel (43°52'33" S, 70°42'40" W), 1 male (PPA39); ex *E. morgani*, Carhué Niyeu, (42°49'21" S, 68°23'56" W), 1 male (PPA270); ex *R. auritus*, 2 females (PPA254, 298); ex *G. griseoflavus*, Establecimiento Gorro Frigio (43°02'26" S, 69°19'55" W), 1 male (PPA257); ex *A. iniscatus*, Pico Salamanca (45°24'32" S, 67°24'58" W), 1 female (DUS746); ex *L. micropus*, 3 females (PPA15, 58, 70), 3 males (PPA81, 84, 90); ex *P. xanthopygus*, 3 females (PPA9, 53, 89); ex *A. olivacea*, Estancia El Maitén (42°03'34" S, 71°09'48" W), 1 male (DUS176); ex *A. longipilis*, Estancia Leleque, La Potrada (42°19'56" S, 70°59'00" W), 11 females (DUS125, 133, 136, 140-144, 148, 149, LTU148, 153). Santa Cruz:

ex *A. olivacea*, Pali Aike, (50°06'30" S, 68°27'37" W), 2 males (LTU676, 678); Puerto Santa Cruz (51°56'09" S, 69°34'26" W), 1 male (LTU642).

Remarks. *Agastopsylla* is separated from all other genera of Ctenophthalminae by the reduction in the size and pigmentation of the setae of the genal comb (Hopkins and Rothschild, 1966). This genus is comprised of 4 species: *A. boxi*, *A. pearsoni* Traub, 1952, *A. nylota* Traub, 1952, and *A. hirsutor* Traub, 1952. In this study we describe the morphology of the aedeagus of *A. boxi*, unknown until now, and we include new diagnostic characters. Based on this description it can be observed that *A. boxi* shares with *A. nylota* the length of crochet and aedeagal apodeme, and with *A. pearsoni* the shape of the crescent sclerite. *Agastopsylla boxi* is unique for the following characters: shape of the apical region of dorsal lobe, which is straight; and shape of the ventral margin of the sclerotized inner tube, having a subtriangular projection.

Two subspecies have been recognized in the literature: *A. boxi boxi* Jordan and Rothschild, 1923 and *A. boxi gibbosa* Beaucournu and Alcover, 1990. Specimens examined in the present study fit the description provided for *A. b. boxi*. However, since *A. b. gibbosa* is only known by the shape of sternite IX of the male and the female is unknown (Beaucournu and Alcover, 1990), and moreover occur in sympatry with *A. b. boxi*, we consider that probably both names are synonyms.

The present finding of *A. boxi* in Puerto Santa Cruz, Santa Cruz (51°56'09" S; 69°34'26" W) extends its geographic range southward ca. 500 km. Known hosts are rodents mainly of the genus *Abrothrix* (Hopkins and Rothschild, 1966; Autino and Lareschi, 1998; Sánchez and Lareschi, 2013). In this study, rodents *A. iniscatus*, *E. morgani*, *E. chichilloides*, *L. micropus*, *P. xanthopygus* and *R. auritus* are included as new hosts for this flea.

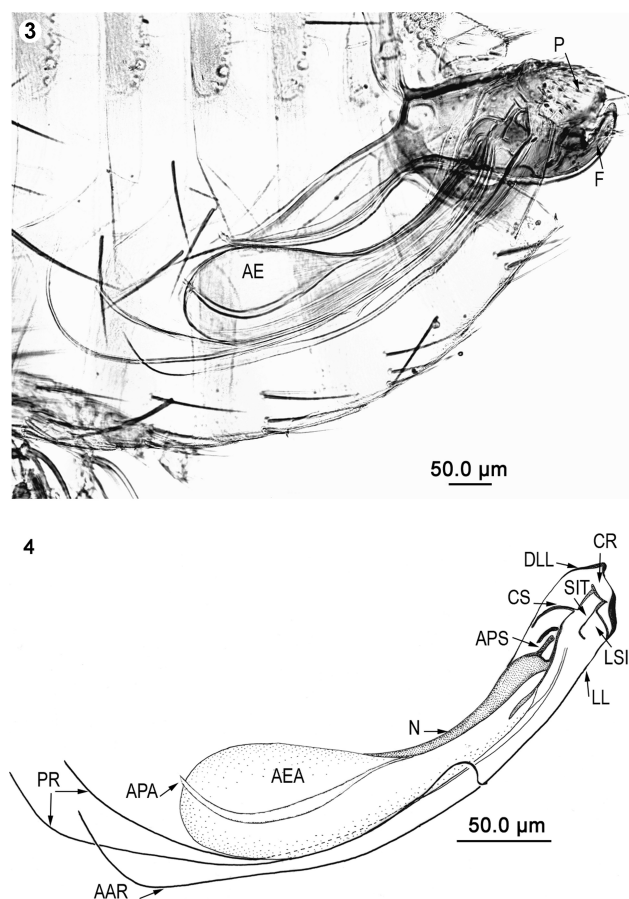
Family Stephanocircidae

Subfamily Craneopsyllinae

Tiarapsylla argentina Jordan, 1942

Figures 3, 4

Description of aedeagus. Aedeagal apodeme (AEA) long and spatulate; anterior region broad and with margin strongly rounded; middle region reduced forming the neck (N). Apical appendage (APA) short and narrow. Apodemal strut (APS) small. Crescent sclerite (CS) convex and short, arranged around the proximal strut. Median dorsal lobe (MDL) vestigial. Distolateral lobe (DLL) small. Sclerotized inner tube (SIT) short, straight and narrow; sclerite lateral of inner tube (LSI) large and basal. Crochet of aedeagus (CR) apical, completely joined to the dorsal margin of lateral lobe (LL) and extending dorsally over of distolateral lobe. Aedeagal apodemal rod (AAR) longer



Figures 3-4. *Tiarapsylla argentina*, male: 3, general view of aedeagus (AE), fixed process (P) and movable process (F) of the clasper. 4, detail of aedeagus (AAR, aedeagal apodemal rod; AEA, aedeagal apodeme; APA, apical appendage; APS, apodemal strut; CR, crochet; CS, crecent sclerite; DLL, distolateral lobe; LL, lateral lobe; LSI, large basal sclerite; N, neck; PR, penis rod; SIT, sclerotized inner tube).

than aedeagal apodeme and shorter than penis rod (PR), both lightly curved at the tip without reaching rolled.

Taxonomic summary

Type host and locality. *Ctenomys mendocinus* Phillipi, 1869; San Rafael, Mendoza (Autino and Lareschi, 1998).

Other known hosts. Rodents (Beaucournu and Kelt, 1990; Sánchez and Lareschi, 2013).

Known geographical distribution. Argentina (Beaucournu and Castro, 2003).

Material examined. Chubut: ex *R. auritus*, Carhué Niyeu (42°49'21" S; 68°23'56" W), 2 females (PPA254-1, 2), 2 males (PPA275-1, 2).

Remarks. *Tiarapsylla* differs from all the other genera of Craneopsyllinae by the pretenidial part of the frons not being conspicuously broader either subdorsally or in

the middle and because the dorsal portion of the suture that divides the helmet from the rest of the head is well developed, but the ventral part is conspicuous or poorly developed (Johnson, 1957). *Tiarapsylla* includes 3 species distributed in the Andean region: *T. titschacki* Wagner, 1937 and *T. bella* Johnson, 1956 occurring in Peru; and *T. argentina*, endemic to Argentina, distributed in Mendoza and La Pampa (Johnson, 1957; Beaucournu and Castro, 2003). Morphological characters of the specimens of *T. argentina* identified in this study are consistent with the original description of the species, among them the helmet comb is straight; the abdominal segments have a single row of setae; in the female, the bulga of the spermatheca is globular; in the male, the fixed process of the clasper has many setae and the movable process of the clasper has a short and narrow tip. In this study, so as to complement the description of the male of *T. argentina* we describe the morphology of aedeagus, so far unknown and are included as a new character of diagnostic value. Furthermore, the finding of *T. argentina* in Chubut is the first record of the species in Patagonia and extends its geographic range ca. 600 km from La Pampa, the southernmost known record. Moreover, known hosts for *T. argentina* are rodents mainly of genus *Ctenomys* (Ctenomyidae) (Autino and Lareschi, 1998). In this study it was found parasitizing *R. auritus*, representing a new host association.

Sphinctopsylla ares (Rothschild, 1911)

Taxonomic summary

Type host and locality. *Abrothrix olivacea* (Waterhouse, 1837); Cautín, Chile.

Other known hosts. Rodents and marsupials (Hopkins and Rothschild, 1956; Alarcón, 2003).

Known geographical distribution. Southern Argentina and Chile (Alarcón, 2003; Beaucournu and Castro, 2003).

Material examined. Chubut: ex *A. olivacea*, cañadón de la Madera, sierra de Tepuel (43°52'33" S; 70°42'40" W), 1 female (PPA21-1), 1 male (PPA21-2); ex *A. longipilis*, Estancia Leleque, La Potrada (42°19'56" S; 70°59'00" W), 1 female (DUS163); ex *P. xanthopygus* 1 km E Lago Blanco (45°55'33" S; 71°14'58" W), 1 male (LTU145). Santa Cruz: ex *A. olivacea*, Pali Aike (50°06'30" S; 68°27'37" W), 1 female (LTU666).

Remarks. *Sphinctopsylla* includes 6 species, 2 of these present in Argentina and only distributed in Patagonia: *S. ares* and *S. mars* (Rothschild, 1898) (Beaucournu and Castro, 2003). The finding of *S. ares* in this study is the first record of the species for Chubut; however, its occurrence in this province was expected, since it is a common species within the geographic range which comprises the southern province of Magallanes, in Chile and the provinces of Neuquén, Río Negro and Santa Cruz, in Argentina (Hastriter et al., 2001; Alarcón, 2003; Sánchez et al., 2009; Sánchez

and Lareschi, 2013). Furthermore, the known hosts of *S. ares* are rodents and marsupials (Hopkins and Rothschild, 1956; Alarcón, 2003). In this study it was found parasitizing rodents of the genera *Abrothrix* and *Phyllotis*, previously mentioned in the literature (Hopkins and Rothschild, 1956; Autino and Lareschi, 1998; Alarcón, 2003).

Craneopsylla minerva Rothschild, 1903

Taxonomic summary

Type host and locality. *Didelphys azarae* Temminck, 1824; Sapucay, Paraguay.

Other known hosts. Rodents (Johnson, 1957; Sánchez et al., 2009; Sánchez and Lareschi, 2013).

Known geographical distribution. Argentina, Brazil, Chile, Paraguay and Peru (Johnson, 1957).

Material examined. Chubut: ex *A. iniscatus*, Cabo Raso (44°20'23" S; 65°14'59" W), 2 females (DUS551, 553); ex *C. musculus*, 1 male (DUS560), 1 female (DUS575); ex *R. auritus*, Carhué Niyeu (42°49'21" S; 68°23'56" W), 1 female (PPA275); ex *A. longipilis*, 1 female (PPA286); ex *A. dolores*, Estancia Los Nogales (42°39'05" S; 67°03'37" W), 1 female (DUS761); ex *G. griseoflavus*, Isla Escondida (43°39'18" S; 65°20'05" W), 1 male (DUS529); ex *A. longipilis*, 1 km E Lago Blanco (45°55'33" S; 71°14'58" W), 1 female (LTU155); ex *A. iniscatus*, Bahía Cracker (42°57'02" S; 64°28'40" W), 1 male (DUS464); ex *E. typus*, Puerto Lobos (42°00'03" S; 65°04'19" W), 1 female (PNG12); ex *R. auritus*, Puerto Piojo (44°53'00" S; 65°40'19" W), 1 female (DUS644).

Remarks. *Craneopsylla* is a monotypic genus including the species *C. minerva*. Two subspecies have been mentioned in the literature: *C. minerva minerva* (Rothschild, 1903) and *C. m. wolffhuegeli* (Rothschild, 1909), defined only by the number of setae in the genal comb (Johnson, 1957). Specimens identified in this study are consistent with the original description of *C. m. wolffhuegeli* (Rothschild, 1909). However, we consider that diagnostic characteristics for subspecies are very weak. Thus, at the moment, we prefer to consider them as synonyms.

In Argentina, *C. minerva* is widely distributed, including Patagonia (Beaucournu and Castro, 2003; Sánchez et al., 2009; Sánchez and Lareschi, 2013); however, the present finding of *C. minerva* in Chubut represents the first mention of the genus for the province. In this study, *C. minerva* was found parasitizing previously known hosts.

Family Rhopalopsyllidae

Subfamily Rhopalopsyllinae

Polygenis (Polygenis) platensis (Jordan and Rothschild, 1908)

Taxonomic summary

Type host and locality. *Ctenomys talarum* Thomas, 1898; La Plata, Buenos Aires, Argentina.

Other known hosts. Rodents, marsupials and xenarthrans (Smit, 1987; Lareschi and Linardi, 2009).

Known geographical distribution. Bolivia, Chile, Uruguay, Brazil and Argentina (Smit, 1987; Linardi and Guimarães, 2000; Lareschi and Linardi, 2009).

Material examined. Chubut: ex *A. iniscatus*, Cabo Raso (44°20'23" S; 65°14'59" W), 3 females (DUS551-2, 554), ex *R. auritus*, 1 male (DUS566); ex *A. olivacea*, Pico Salamanca (45°24'32" S; 67°24'58" W), 1 female (DUS670); ex *A. iniscatus*, Puerto Lobos (42°00'03" S; 65°04'19" W), 1 female (DUS450); ex *E. typus*, Puerto Piojo (44°53'00" S; 65°40'19" W), 1 female (DUS618), 1 male (DUS633), ex *G. griseoflavus* 2 females (DUS588-1, 613), 2 males (DUS589, 591), ex *R. auritus*, 1 female (DUS644-1), 1 male (DUS655).

Remarks. Within Rhopalopsyllidae, *Polygenis* includes the largest number of species and subspecies (about 50) (Linardi and Guimarães, 2000). *Polygenis* in Argentina is represented by 14 species and subspecies, mainly distributed in Buenos Aires and only 3 distributed in Patagonia (Beaucournu and Castro, 2003). Within the genus, *P. (P.) platensis* is distributed in southern South America, with a higher occurrence in Argentina and Uruguay (Smit, 1987; Linardi and Guimarães, 2000; Lareschi and Linardi, 2009). For Patagonia, *P. (P.) platensis* was registered only for Río Negro and Santa Cruz (Lareschi and Linardi, 2009), thus, this finding represents the first mention for Chubut. In this study, the rodent species *A. iniscatus*, *R. auritus*, *A. olivacea* and *E. typus* are included as new hosts for this flea.

Polygenis (Polygenis) rimatus (Jordan, 1932)

Taxonomic summary

Type host and locality. *Didelphis* sp.; Sapucay, Paraguay.

Other known hosts. Rodents and marsupials (Linardi and Guimarães, 2000; Lareschi and Linardi, 2005).

Known geographical distribution. Paraguay, Peru, Brazil and Argentina (Smit, 1987; Linardi and Guimarães, 2000; Beaucournu and Castro, 2003).

Material examined. Chubut: ex *A. iniscatus*, Bahía Cracker (42°57'02" S; 64°28'40" W), 3 males (DUS461-1, 461-2, 464), 2 females (DUS461-1, 2); ex *A. iniscatus*, Bajo los Huesos (43°11'42" S; 64°51'52" W), 1 female (DUS509); ex *A. dolores*, Puerto Lobos (42°00'03" S; 65°04'19" W), 1 male (DUS451), 1 female (DUS451); ex *A. iniscatus*, 2 females (DUS439-2, 449); ex *G. griseoflavus*, 1 male (DUS443).

Remarks. *Polygenis (P.) rimatus* is distributed mostly in Brazil and Argentina (Linardi and Guimarães, 2000; Lareschi and Linardi, 2005). For Patagonia, *P. (P.) rimatus* had been mentioned only for Neuquén (Sánchez and Lareschi, 2013). This finding represents the first record for Chubut and extends its known geographical

distribution ca. 700 km from its southern most known record (Neuquén City, 38°54'42" S; 68°03'57" W). In this study, *A. iniscatus* and *G. griseoflavus* are included as new hosts for this flea.

Subfamily Parapsyllinae

Ectinorus (Ectinorus) ixanus (Jordan, 1942)

Taxonomic summary

Type host and locality. *Microcavia australis* (I. Geoffroy Saint-Hilaire and d'Orbigny, 1833); San Rafael, Mendoza, Argentina.

Other known hosts. Rodents and canids (Beacournu and Kelt, 1990; Autino and Lareschi, 1998).

Known geographical distribution. Chile and Argentina (Beacournu and Gallardo, 1991; Beacournu and Castro, 2003).

Material examined. Chubut: ex *E. morgani*, Cabaña Arroyo Pescado, (43°01'31" S; 70°47'34" W), 1 male (DUS111); ex *A. olivacea*, Cañadón de la Madera, Sierra de Tepuel (43°52'33" S; 70°42'40" W), 1 female (PPA26); ex *E. typus*, Caolineria Dique Ameghino (43°40'48" S; 66°25'57" W), 1 male (DUS383); ex *E. morgani*, Establecimiento El Capricho, Cushamen (42°09'21" S; 70°40'51" W), 1 female (DUS200); ex *G. griseoflavus*, Establecimiento Gorro Frigio (43°02'26" S; 69°19'55" W), 1 female (DUS256), ex *A. longipilis*, 1 female (LTU156); ex *R. auritus*, Laguna de Aleusco (43°10'17" S; 70°26'20" W), 1 female (PPA112); ex *P. xanthopygus*, 1 female (PPA113). Santa Cruz: ex *A. olivacea*, Pali Aike, (50°06'30" S; 68°27'37" W), 3 females (LTU671, 676, 683); Puerto Santa Cruz (51°56'09" S; 69°34'26" W), 3 males (LTU650, 658-659), 3 females (LTU651, 656, 661).

Remarks. *Ectinorus* is represented by 39 species and subspecies distributed in Bolivia, Peru, Chile and Argentina, 10 with records for Patagonia (Beacournu and Castro, 2003; Hastriter and Sage, 2009, 2011). The genus includes 3 subgenera: *Panallius*, *Ichyonus*, and *Ectinorus* (Hastriter and Sage, 2011). *Ectinorus (E.) ixanus* in Argentina has been registered in Mendoza and Chubut (Beacournu and Castro, 2003), comprising the present findings for Santa Cruz as new geographical distribution records. Also, the locality Pali Aike (50°06'30" S; 68°27'37" W), close to the Magellanic Strait, is the southernmost limit of its geographical distribution. Rodent species, *E. morgani*, *E. typus*, *G. griseoflavus* and *P. xanthopygus* are new hosts for this flea species.

Ectinorus (Ectinorus) hapalus (Jordan, 1942)

Taxonomic summary

Type host and locality. *Graomys griseoflavus* Waterhouse, 1837; Santa Rosa, Mendoza, Argentina.

Other known host. *Akodon azarae* (Smit, 1987).

Known geographical distribution. Argentina (Beacournu

and Castro, 2003).

Material examined. Chubut: ex *A. olivacea*, Estancia El Maitén, (42°03'34" S; 71°09'48" W), 1 female (DUS176); *A. longipilis*, 1 female (DUS135). Santa Cruz: ex *A. olivacea*, Pali Aike, (50°06'30" S; 68°27'37" W), 2 females (LTU671, 677); Puerto Santa Cruz (51°56'09" S; 69°34'26" W), 2 females (LTU643, 648), 2 males (LTU650, 661).

Remarks. *Ectinorus (E.) hapalus* is endemic to Argentina (Smit, 1987) and its distribution comprises Mendoza, San Luis, Buenos Aires and Neuquén (Beacournu and Castro, 2003; Sánchez and Lareschi, 2013). In this work were identified specimens from Chubut and Santa Cruz, representing the first mention of the species for both provinces. This record from Puerto Santa Cruz, Santa Cruz (51°56'09" S; 69°34'26" W) extends the known geographical distribution ca. 1000 km from its southernmost known record (Domuyo, Neuquén; 36°40'54.0" S; 70°3'44.2" W). Furthermore, *A. olivacea* and *A. longipilis* are new hosts for this flea.

Discussion

For many species of Siphonaptera, the studies of the morphology of aedeagus have been careless for several reasons. In general, some characters cannot be easily observed, others were not considered appropriate for taxonomic purposes. Traub (1950) studied comparatively the morphology of the aedeagus in several genera and families of Siphonaptera from Central America and Mexico, describing new species and reallocating 2 genera into another family, demonstrating the importance of aedeagus in the taxonomic classification of species and higher taxa. In this study we describe for the first time the aedeagus of *A. boxi* and *T. argentina*, supplementing the description known for males of these fleas, and allowing future comparisons of this morphological structure among their congeners.

Present results contribute to the extension of the geographical and host distributional range of several flea species. Among them, *T. argentina* is mentioned for the first time for Patagonia. *Craneopsylla minerva*, *S. ares*, *P. (P.) platensis*, *P. (P.) rimatus* and *E. (E.) hapalus* are listed for the first time in Chubut. *Polygenis (P.) rimatus* and *E. (E.) hapalus* were cited previously for northern Patagonian (Sánchez and Lareschi, 2013), thus extending their distribution record to the south. Similarly, *A. boxi*, *E. (E.) ixanus* and *E. (E.) hapalus* are registered for the first time in Santa Cruz, expanding the southernmost limit of their geographical distribution. These new records extend the known list of Siphonaptera parasites of sigmodontine rodents for Chubut to 18 species and subspecies, 10 for

Santa Cruz, 57 for Argentinean Patagonia and 82 for Argentina. Besides, 19 parasite-host associations are reported for the first time. The new geographical and host records provided in this study contribute to the knowledge of the biodiversity in Patagonia. Moreover, considering the potential medical and veterinary significance of Siphonaptera and the value of sigmodontine rodents as hosts of these parasites in Patagonia, the results reported will be relevant in epidemiological studies.

Acknowledgments

This information is part of the doctoral thesis of J. Sánchez, carried out at the Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Argentina. We thank Ulyses Pardiñas (Cenpat) and his team for capturing and identifying the rodents, as well as for collecting their fleas; María Cristina Estivariz (Cepave) for the drawings and Luis Giambelluca (Cepave) for the photographs. Field work was supported by the PIP-Conicet 6179 and the Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (PICT 2008-0547) (both to U. Pardiñas). Research at the laboratory was funded by Universidad Nacional de La Plata, Argentina (N618), and Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica, Argentina (PICT 2010-0338) (to ML). J. Sánchez and M. Lareschi are members of the Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas, Argentina.

Lietrature cited

- Alarcón, M. E. 2003. Sifonapterofauna de tres especies de roedores de Concepción, VIII Región-Chile. *Gayana* 67:16-24.
- Autino, A. and M. Lareschi. 1998. Capítulo 27: Siphonaptera. In *Una perspectiva biotaxonomica* Morrone, J. J. and S. Coscarón (eds.). Biodiversidad de artrópodos argentinos. Ediciones Sur, La Plata. p. 279-290.
- Beaucournu, J. C. and J. A. Alcover. 1990. Puces récoltées dans la province de Neuquén (Argentine); description de 4 nouveaux taxa (Insecta: Siphonaptera). *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée* 64:489-505.
- Beaucournu, J. C. and D. Castro. 2003. Contribution á un inventaire des puces d'Argentina. *Beiträge zur Entomologie* 53:449-479.
- Beaucournu, J. C. and M. H. Gallardo. 1991. Catalogue provisoire des puces du Chili (Insecta: Siphonaptera) (1er partie). *Bulletin de la Société Française de Parasitologie* 9:237-270.
- Beaucournu, J. C. and D. A. Kelt. 1990. Contribution a la faune du Chili: Puces nouvelles ou peu connues de la partie sud (Insecta, Siphonaptera). *Revue Suisse de Zoologie* 97:647-688.
- Hastriter, M. W., M. A. Alarcón and M. F. Whiting. 2001. A collection of fleas (Siphonaptera) from the San Martín reserve, Valdivia province, Chile. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 103:437-443.
- Hastriter, M. W. and R. D. Sage. 2009. A description of 2 new species of *Ectinorus* (Siphonaptera: Rhopalopsyllidae) from Laguna Blanca National Park, Neuquén Province, Argentina. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 11:581-597.
- Hastriter, M. W. and R. D. Sage. 2011. Description of a new species of *Ectinorus* (*E. spiculatus*) (Siphonaptera, Rhopalopsyllidae) from Argentina and a review of the subgenus *Ichyonus* Smit, 1987. *ZooKeys* 124:1-18.
- Hopkins, G. H. and M. Rothschild. 1953. An illustrated catalogue of Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum (Natural History). Vol. I. Tungidae and Pulicidae. British Museum (NH), London. 360 p.
- Hopkins, G. H. and M. Rothschild. 1956. An illustrated catalogue of Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum (Natural History). Vol. II. Cotopsyllidae, Vermipsyllidae, Stephanocircidae, Ischnopsyllidae, Hypsophthalmidae and Xiphiopsyllidae. British Museum (NH), London. 445 p.
- Hopkins, G. H. and M. Rothschild. 1962. An illustrated catalogue of Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum (Natural History). Vol. III. Histricopsyllidae. British Museum (NH), London. 560 p.
- Hopkins, G. H. and M. Rothschild. 1966. An illustrated catalogue of the Rothschild Collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum (Natural History). Volume IV. Hystricopsyllidae. British Museum (NH), London. 449 p.
- Hopkins, G. H. and M. Rothschild. 1971. An illustrated catalogue of Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum (Natural History). Vol. V. Leptopsyllidae and Ancistropsyllidae. British Museum (NH), London. 530 p.
- Johnson, P. T. 1957. A classification of Siphonaptera of South America. *Memoirs of the Entomological Society of Washington*, Washington, D. C. 299 p.
- Jordan, K. and C. N. Rothschild. 1923. New American Siphonaptera. *Ectoparasites* 1:309-319.
- Krasnov, B. R. 2008. Functional and evolutionary ecology of fleas: A model for ecological parasitology. Cambridge University Press, Cambridge. 610 p.
- Lareschi, M. and P. M. Linardi. 2005. New data on the morphology of *Polygenis* (*Polygenis*) *rimatus* (Jordan) (Siphonaptera: Rhopalopsyllidae). *Neotropical Entomology* 34:121-125.
- Lareschi, M. and P. M. Linardi. 2009. Morphological variability in *Polygenis* (*Polygenis*) *platensis* (Jordan and Rothschild) (Siphonaptera: Rhopalopsyllidae: Rhopalopsyllinae) and taxonomic consequences. *Zootaxa* 2310:35-42.
- Lareschi, M., J. P. Sánchez, C. Ezquiaga, A. Autino, M. Diaz and R. Barquez. 2010. Fleas associated with mammals from northwestern Argentina, with new distributional reports. *Comparative Parasitology* 77:215-221.
- Linardi, P. M. and L. Rocha Guimarães. 2000. Sifonápteros do Brasil. MZUSP (Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo), FAPESP (Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado

- de São), Sao Paulo. 291 p.
- Marshall, A. G. 1981. The ecology of ectoparasitic insects. New York Academic Press, New York. 459 p.
- Morrone, J. J. 2006. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean Islands, based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Review of Entomology* 51:467-494.
- Oosterheld M., M. R. Aguiar and J. M. Paruelo. 1998. Ecosistemas patagónicos. *Ecología Austral* 8:75-308.
- Paruelo, J. M., E. G. Jobbágy, O. E. Sala, W. K. Lauenroth and I. C. Burke. 1998. Functional and structural convergence of temperate grassland and shrubland ecosystems. *Ecological Applications* 8:194-206.
- Rabassa, J. 2008. Late Cenozoic of Patagonia and Tierra del Fuego, 1st Edn. *In* The Late Cenozoic of Patagonia and Tierra del Fuego: developments in Quaternary Science Volume 11, J. Rabassa (ed.). Elsevier Science Publishers BV, Amsterdam. p. 151-204.
- Sánchez, J. P. and M. Lareschi. 2013. The fleas (Insecta: Siphonaptera) parasites of sigmodontine rodents (Cricetidae) from Northern Patagonia, Argentina. *Comparative Parasitology* 80:110-117.
- Sánchez, J. P., D. E. Udrizar-Sauthier and M. Lareschi. 2009. Nuevos registros de pulgas (Insecta, Siphonaptera) parásitas de roedores sigmodontinos (Cricetidae) de la Patagonia Austral, Argentina. *Mastozoología Neotropical* 16:243-246.
- Smit, F. G. A. M. 1987. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas, Vol. VII: Malacopsylloidea (Malacopsyllidae and Rhopalopsyllidae). Oxford University Press, The British Museum (Natural History), Oxford and London. 380 p.
- Soriano, A., W. Volkheimer, H. Walter, E. O. Box, A. A. Marcolin, J. A. Vallerini, C. P. Movia, R. J. C. León, J. M. Gallardo, M. Rumboll, M. Canevari, P. Canevari and W. G. Vasina. 1983. Desert and semidesert of Patagonia. *In* West, temperate desert and semi-deserts, N.E. (ed.). Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam. p. 423-460.
- Traub, R. 1950. Siphonaptera from Central America and Mexico. A morphological study of the aedeagus with descriptions of new genera and species. *Fieldiana: Zoology Memoirs*, 252 p.
- Whiting, M. F., A. S. Whiting, M. W. Hastriter and K. Dittmar. 2008. A molecular phylogeny of fleas (Insecta: Siphonaptera): Origins and host associations. *Cladistics* 24:1-31.



Six new species of the parasitoid wasp genus *Notiospathius* (Hymenoptera: Braconidae: Doryctinae) from Mexico

Seis nuevas especies del género de avispa parasitoides *Notiospathius* (Hymenoptera: Braconidae: Doryctinae) de México

Andrés Reséndiz-Flores¹, Juliano F. Nunes², Mario García-París³ and Alejandro Zaldívar-Riverón¹✉

¹Colección Nacional de Insectos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-233, 04510 México D. F., Mexico.

²Fundação de Ensino Superior de Passos FESP/UEMG, Av. Juca Stockler, 1130, Bairro Belo Horizonte, CEP 37900-106, Passos, MG, Brazil.

³Museo Nacional de Ciencias Naturales-Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Calle José Gutiérrez Abascal, 2, 28006, Madrid, Spain.

✉ azaldivar@ib.unam.mx

Abstract. Six new species of the doryctine wasp genus *Notiospathius* (Braconidae) are described for the states of Jalisco, Oaxaca and Veracruz, Mexico: *N. bisulcatus* sp. n., *N. chinanteco* sp. n., *N. crypticus* sp. n., *N. laurae* sp. n., *N. mariachi* sp. n. and *N. tuxtlaensis* sp. n. DNA barcoding sequences are provided for these species. They represent the first confirmed records of species of *Notiospathius* in Mexico.

Key words: DNA barcoding, integrative taxonomy, Neotropics, cyclostome, Neotropics.

Resumen. Se describen 6 especies nuevas del género de avispa parasitoides *Notiospathius* (Braconidae) para los estados de Jalisco, Oaxaca y Veracruz, México: *N. bisulcatus* sp. n., *N. chinanteco* sp. n., *N. crypticus* sp. n., *N. laurae* sp. n., *N. mariachi* sp. n. y *N. tuxtlaensis* sp. n. Se incluyen secuencias del código de barras del ADN para las especies nuevas, las cuales representan los primeros registros confirmados de especies de *Notiospathius* para México.

Palabras clave: Código de barras del ADN, taxonomía integradora, ciclostomo, Neotrópico.

Introduction

The doryctine genus *Notiospathius* Matthews and Marsh (Braconidae) represents one of the most speciose braconid genera in the Neotropics, currently containing 38 described and a large number of undescribed species (López-Estrada et al., 2012; Ceccarelli et al., 2012; Ceccarelli and Zaldívar-Riverón, 2013). Similar to other doryctine genera, members of *Notiospathius* possess a considerably elongated basal sternal plate of the first metasomal tergite. In particular, species of this genus are morphologically similar to those of 3 unrelated doryctine genera: the cosmopolitan *Spathius* Nees and 2 Neotropical genera, the recently erected *Bolivar* (Zaldívar-Riverón et al., 2013) and an undescribed genus characterized by having a mesoscutum sharply pointed anteriorly (Ceccarelli and Zaldívar-Riverón, 2013). *Notiospathius*, however, can be distinguished from the latter genera by having the following combination of characters: anterior part of mesoscutum rounded; mesoscutal lobes always

sculptured; propodeal areola absent; notauli obscuring in a rugose and/or longitudinally costate area, often not reaching the end of mesoscutum; first subdiscal cell of fore wing open at apex; vein m-cu interstitial or arising basally to vein 2RS, thus vein (RS + M)b present; and vein m-cu of hind wing not curved distally.

Ceccarelli et al. (2012) recently showed the existence of a considerable, highly overlooked species richness in *Notiospathius* using 3 gene markers and a coalescent approach. Here, we describe 6 of the new species delimited in the above study from Mexico. Other Mexican undescribed species of *Notiospathius* delimited by Ceccarelli et al. (2012) could not be described because we lack well-preserved females for these, whereas other one belongs to a species group that lacks the vein 2RS and will be described separately. The species included in our study represent the first confirmed records of described species of the genus for Mexico. Cauch et al. (2012) previously reported 8 described species of *Notiospathius* for northern Yucatan, in southeastern Mexico. These identifications, however, are considerably uncertain since it appears that all their recorded doryctine species were automatically assigned to one of the Costa Rican species included in Marsh (2002)

Recibido: 17 septiembre 2013; aceptado: 04 diciembre 2013

only after using his keys and without carrying out a more detailed examination of characters.

Materials and methods

Specimens and terminology. Most of the specimens included in this work were collected in various field trips carried out during 2007-2012 in the states of Jalisco, Oaxaca and Veracruz, Mexico. These specimens were preserved in 100% ethanol, kept at -20°C until some were processed for DNA sequencing. Specimens were subsequently dried, labelled, mounted, and deposited at the Colección Nacional de Insectos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (CNIN IB-UNAM), and Departamento de Ecología e Biología Evolutiva, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, SP, Brazil (DCBU). Three specimens collected in 1972 were deposited at the Canadian National Collection, Ottawa, Canada (CNC). Specimens were collected under the permit FAUT-208 of the Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (Semarnat).

The terminology employed in this work follows Sharkey and Wharton (1997), except for the surface sculpture, which follows Harris (1979). We also employed the term precoxal sulcus instead sternaulus according to Wharton's (2006) proposal. Digital color pictures were taken with a Leica® Z16 APO-A stereoscopic microscope, a Leica® DFC295/ DFC290 HD camera, and the Leica Application Suite® program. Digital SEM photographs were taken at the Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC, Madrid, Spain) with a FEI INSPECT® (Oregon, USA) SEM in low vacuum mode.

GeneBank accession numbers of sequences corresponding to the Barcoding locus [~ 658 bp of the cytochrome oxidase I mitochondrial (mt) DNA gene (COI); Hebert et al., 2003], as well as GeneBank accession numbers of 3 additional mt (cytochrome *b*) and nuclear (*wingless*, Elongation Factor-1 alpha) gene markers are provided for the 6 species described below. Most of these sequences are already published (Ceccarelli et al., 2012; Cecarelli and Zaldívar-Riverón, 2013). The DNA extraction, amplification and sequencing protocols for the 4 COI sequences generated in this study are those mentioned in Ceccarelli et al. (2012). A key including the 44 currently described species of *Notiospathius* will be published elsewhere.

Descriptions

Notiospathius bisulcatus Reséndiz-Flores, Nunes and Zaldívar-Riverón sp. n.

Figs. 1A-D, 2A.

Diagnosis. It can be distinguished from the remaining described species of the genus by the presence of 2 deep longitudinal median grooves running longitudinally along the anterior third of the median mesoscutal lobe.

Female. *Body length:* 4.5 mm; *ovipositor* 1.9 mm. *Color:* frons and gena dark brown, remaining head black; scape and pedicel brown; flagellomeres brown, apical 13 flagellomeres light yellow; palpi light yellow; mesosoma and metasoma black, except last 2 tergites which are brown (Fig. 1A); fore and middle coxae dark brown, trochanter and trochantellus light brown, femora dark brown, tibiae and tarsi brown; hind coxa dark brown to black, trochanter and trochantellus light yellow, femur dark brown, tibia light brown basally, remaining area dark brown, tarsi brown; wings dusky; veins brown; pterostigma light brown basally, brown apically; tegula brown; ovipositor brown, tip of ovipositor strongly sclerotized; sheaths light brown, turning darker towards apex. *Head:* vertex costate-strongly rugose; face striate-rugose; frons rugose; temple striate-rugose; gena smooth; clypeus rugose; eye height equal its width; malar space 0.3 times eye height; temple 0.66 times eye width (lateral view); hypoclypeal depression elliptic; ocular-ocellar distance about 2.0 times diameter of lateral ocellus; scape about the same length its width (frontal view); antenna with 30 flagellomeres.

Mesosoma: 2.1 times longer than high; pronotum strongly rugose; pronotal groove wide, deep and scrobiculate; propleuron costate-rugose; lateral mesoscutal lobes strongly rugose with a narrow longitudinal slightly

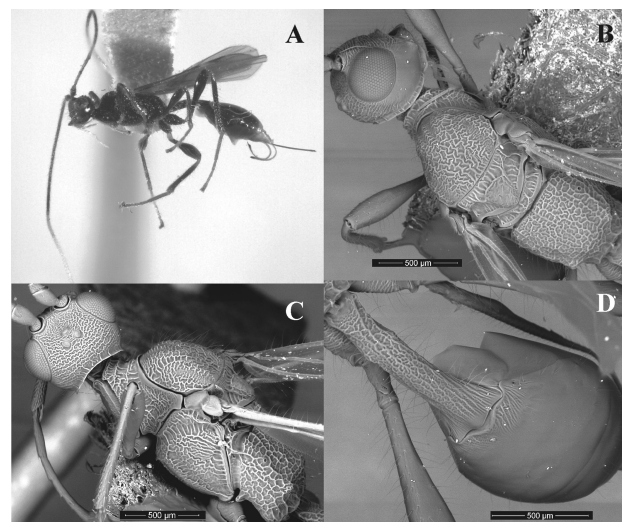


Figure 1. *Notiospathius bisulcatus* sp. n. Female. Holotype (CNIN 581): A, habitus, lateral view; B, head and mesosoma, dorsal view; C, mesosoma, lateral view; D, metasoma, dorsal view.

coriaceous-rugose median stripe (Fig. 1B); median mesoscutal lobe strongly rugose with 2 deep longitudinal grooves running along its anterior third; notauli wide, deep and scrobiculate, not joining, obscuring at the middle of mesoscutum in a strongly rugose area; scutellar disc smooth to slightly rugose, with sparse setae; scutellar sulcus with 6 longitudinal carinae; mesopleural sulcus wide, deep and scrobiculate, not joining subalar sulcus; subalar sulcus wide, deep and scrobiculate; mesopleuron porcate-slightly rugose dorsally, strongly rugose ventrally (Fig. 1C); precoxal sulcus wide, deep and scrobiculate, as long as mesopleuron; venter of mesosoma slightly rugose near precoxal sulcus remaining area smooth; propodeum strongly rugose-areolate, with slightly defined basally, incomplete median and sublateral longitudinal carinae; apical lateral corners short and blunt; spines over hind coxa absent. *Wings*: fore wing length 4.2 times its maximum width; length of pterostigma 3.0 times its maximum width; vein r 0.3 times length with vein 3RSa; vein m-cu interstitial with vein 2RS; vein 1cu-a postfurcal with vein 1M (Fig. 2A); hind wing vein M+CU 0.4 times length of vein 1M. *Legs*: hind coxa costate-rugose, basoventral tubercle absent, all femora smooth. *Metasoma*: first tergite longitudinally costate with rugose microsculpture, its length 2.8 times its apical width; basal sternal plate (acrosternite) about 0.7

times length of first tergite; second tergite longitudinally costate in "V" shape, with rugose microsculpture basally, remaining area smooth (Fig. 1D); remaining metasomal tergites smooth and polished; suture between second and third metasomal tergite absent; ovipositor about same length as metasoma.

Variation. Females. Body length: 4.2-4.5 mm; ovipositor length 1.2-1.9 mm; with 27-30 flagellomeres; mesosoma 2.0-2.1 times longer than high; fore wing length 3.8-4.2 times its maximum width; first metasomal tergite length 2.5-2.7 times its apical width; ovipositor length about 0.7-1.0 times length of metasoma.

Male. Similar to female.

Taxonomic summary

Distribution. The type series of this species was collected in the municipalities of Pluma Hidalgo and Candelaria Loxicha, in southeastern Oaxaca, Mexico.

Biology. Unknown.

Etymology. The name refers to the presence of 2 distinct anterior grooves in the median mesoscutal lobe.

Holotype. Female (CNIN IB-UNAM). Mexico, Oaxaca, Mun. Pluma Hidalgo, El Carmen, 15.88004 N 96.38911 W. 20/VI/2010, sweep, 613 m, S. Ceccarelli, H. Clebsch and V. De Jesús colls.; DNA voucher no. CNIN 581, GenBank accession nos (COI) JN870434; (cyt b) JN870605; (wingless) KC822103; (EF-1alpha) KC822031.

Paratypes. 2 specimens, 1 female, 1 male (CNIN IB-UNAM). 1 female: Mexico, Oaxaca, Candelaria Loxicha, 15°58'1" N, 96°28'11" W. 16-21/VI/2010, yellow plates trap, 1167 m, S. Ceccarelli, H. Clebsch and V. De Jesús colls.; DNA voucher no. CNIN 577, GenBank accession no. (COI) JN870604. 1 male: Mexico, Oaxaca, Candelaria Loxicha, 15°58'1" N, 96°28'11" W. 16-21/VI/2010, yellow plates trap, 1167 m, S. Ceccarelli, H. Clebsch and V. De Jesús colls.; DNA voucher no. CNIN 574, GenBank accession no. (COI) JN870430.

Notiospathius chinanteco Reséndiz-Flores, Nunes and Zaldívar-Riverón sp. n.

Figs. 2B, 3A-D.

Diagnosis. *Notiospathius chinanteco* runs to *N. badius* in Marsh's (2002) key but it differs from this species by having most of the second and remaining metasomal tergites smooth (second and third tergites at least partially sculptured in *N. badius*), and the mesopleuron, propodeum and first metasomal tergite black (honey yellow, occasionally dark brown in *N. badius*).

Female. Body length: 4.2 mm; ovipositor length 3.8 mm. *Color*: head brown with yellow gena; scape and pedicel brown; basal flagellomeres light brown, turning dark brown to apex, last 4-9 pale yellow; palpi light yellow; mesoscutum, propleuron and subalar area of mesopleuron brown, remainder area of mesosoma dark brown to black

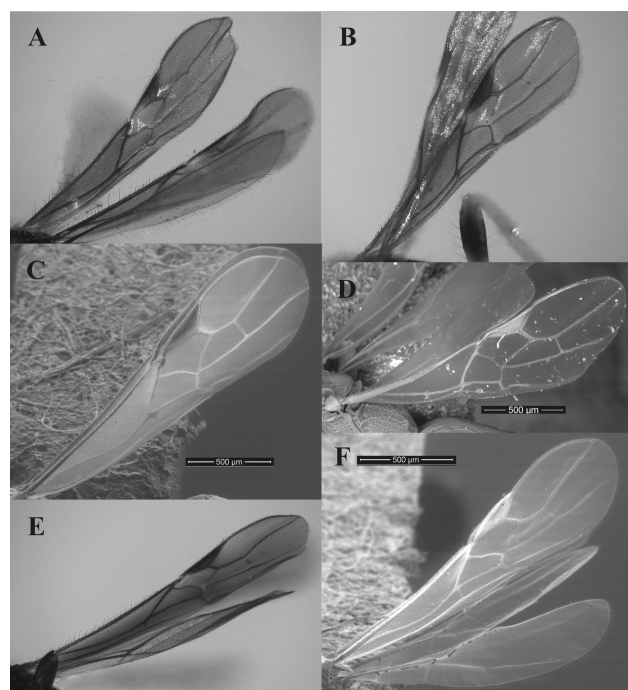


Figure 2. Fore wings: A, *N. bisulcatus* sp. n.; B, *N. chinanteco* sp. n.; C, *N. crypticus* sp. n.; D, *N. laurae* sp. n.; E, *N. tuxtlaensis* sp. n.; F, *N. mariachi* sp. n.

(Fig. 3A); first metasomal tergite dark brown; remaining metasomal tergites brown to honey yellow; fore and middle coxae, trochanter and trochantellus light yellow, femora, tibiae and tarsi light brown; hind coxa dark brown turning yellow apically, trochanter and trochantellus yellow, femur light brown on basal third, brown on apical 2/3, tibia and tarsi brown; wings dusky; veins brown; pterostigma brown; tegula light yellow. Ovipositor brown, tip of ovipositor strongly sclerotised; sheaths honey yellow with brown apex. *Head*: face striate; frons striate-rugose; temple and gena smooth; vertex striate (Fig. 3B); clypeus acinose; eye height 0.9 times its width; malar space 0.3 times eye height; temple 0.3 times eye width (dorsal view); hypoclypeal depression elliptic; ocular-ocellar distance 2.0 times diameter of lateral ocellus; length of scape 1.75 times its width (frontal view); antennae with 25-27 flagellomeres. *Mesosoma*: length of mesosoma 2.1 times its maximum height; pronotum rugose; pronotal groove wide, deep, smooth to slightly scrobiculate; propleuron smooth to almost indistinct coriaceous; lateral mesoscutal lobes transversely costate-rugose with a longitudinal median stripe slightly coriaceous-rugose; median mesoscutal lobe costate-rugose (Fig. 3C); notauli deep and scrobiculate anteriorly, obscuring at half of mesoscutum in a longitudinally porcate-rugose area; scutellar disc smooth; scutellar sulcus with 5 longitudinal carinae; mesopleuron porcate dorsally, smooth medially and ventrally; mesopleural and subalar sulcus almost indistinct (Fig. 3B); precoxal sulcus wide, deep, scrobiculate, as long as mesopleuron; venter of

mesosoma smooth; propodeum strongly rugose-areolate, without distinct longitudinal carinae; apical lateral corners short and blunt, spines over hind coxa present and sharp. *Wings*: fore wing length 3.9 times its maximum width; length of pterostigma 5.0 times its maximum width; vein r 0.3 times length vein 3RSa; vein m-cu reaching first submarginal cell before vein 2RS; vein (RS+M)b present (Fig. 2B); vein 1cu-a slightly postfurcal to vein 1M; hind wing vein M+CU 0.4 times length of vein 1M. *Legs*: hind coxa costate-rugose, basoventral tubercle absent, all femora smooth. *Metasoma*: first tergite longitudinally costate with rugose microsculpture, its length 3.3 times its apical width; basal sternal plate (acrosternite) about 0.8 times length of first tergite; second tergite slightly longitudinally costate baso-laterally, coriaceous baso-medially, remaining area smooth (Fig. 3D); remaining metasomal tergites smooth and polished; suture between second and third metasomal tergite indistinct; ovipositor 1.7 times of metasoma.

Variation. Females. Eye 0.9-1.2 times higher than width; temple 0.3-0.4 times eye width; antenna with 25-27 flagellomeres (broken); apical 4-9 flagellomeres pale yellow. Length of mesosoma 2.0-2.1 times its maximum height; fore wing length 3.9-4.5 times its maximum width; pterostigma length 4-5 times its maximum width; length of first metasomal tergite 3.2-3.3 times its apical width.

Male. Similar to female; body length 3.1-3.8 mm.

Taxonomic summary

Distribution. Northeastern Oaxaca and southeastern Veracruz, Mexico.

Biology. Unknown.

Etymology. This species was named after the native language that is spoken in Santiago Comaltepec, Sierra de Juárez, northeastern Oaxaca, the region where type specimens of these species were collected.

Holotype. Female (CNIN IB-UNAM). Mexico, Oaxaca, Valle Nacional, Santiago Progreso, 17°42'40"N, 96°15'51" W. 7/VI/2009, sweep, 147 m, A. Zaldívar and H. Clebsch colls.; DNA voucher no. CNIN 465, GenBank accession nos (COI) JN870340; (cyt *b*) JN870520; (*wingless*) JN870680.

Paratypes. 8 specimens, 3 males, 5 females (CNIN IB-UNAM). 1 male: Mexico, Veracruz, Los Tuxtlas, sweep, 2007, B. Ruiz coll.; DNA voucher no. CNIN636; GenBank accession nos (COI) JN870453; (cyt *b*) JN870612; (*wingless*) JN870734. 1 female: Mexico, Oaxaca, Santiago Comaltepec, 17°42'11" N, 96°18'15" W. 7/VI/2009, yellow plates trap, 703 m, A. Zaldívar and H. Clebsch colls.; DNA voucher no. CNIN359, GenBank accession nos (COI) JN870286; (*wingless*) JN870618; (EF-1alpha) KC822023. 1 male, 2 females: Mexico, Veracruz, Est. Biol. Los Tuxtlas, 18°35'6" N, 95°4'30" W, 151 m, sweep, remanente selva alta perennifolia, A. Zaldívar, H. Clebsch

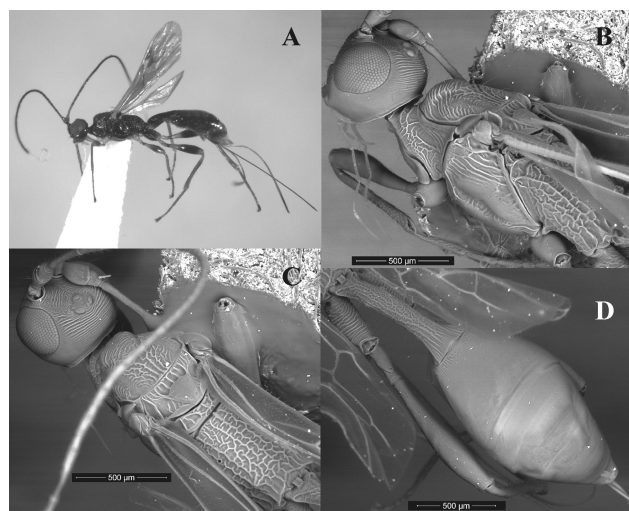


Figure 3. *Notiospathius chinanteco* sp. n. Female. Holotype (CNIN 465): A, habitus, lateral view; B, head and mesosoma, dorsolateral view; C, mesosoma, dorsal view; D, metasoma, dorsal view.

colls.; DNA voucher nos CNIN793, GenBank accession no. JX870422. 1 male, 2 females: Mexico, Veracruz, Est. Biol. Los Tuxtlas, cam. Vigía, 18°35'6" N, 95°4'29" W, 141 m, sweep 9-11 hrs, remanente bosque tropical, A. Zaldívar, J. Mtz., and H. Clebsch colls.

Notiospathius crypticus Reséndiz-Flores, Nunes and Zaldívar-Riverón sp. n.

Figs. 4A-E, 2C.

Diagnosis. Morphologically very similar to *N. mariachi* sp. n., but it differs from the latter species by having a larger body size (4.0 mm; 2.6-3.0 mm in *N. mariachi* sp. n.); ocelli dark brown (white in *N. mariachi* sp. n.); propodeum longitudinally costate-rugose dorsally and laterally, rugose-areolate at apex (mostly rugose-areolate in *N. mariachi* sp. n.) and second metasomal tergite striate "V" shaped on basal third, longitudinally striate sublaterally on basal 3/4, remaining area smooth (striate "V" shaped laterally and slightly acinose to smooth medially on basal half, remaining area smooth in *N. mariachi* sp. n.).

Female. Body length: 4.0 mm, ovipositor 2.2 mm. **Color:** body brownish orange (Fig. 4A); ocelli dark brown; flagellomeres brownish orange, becoming lighter to apex; palpi light brown; fore and middle coxae, trochanter and trochantellus pale yellow, femora, tibiae and tarsi brownish orange; hind coxa brownish orange, trochanter and trochantellus pale yellow, femur, tibia and tarsi

brownish orange; wings slightly banded; veins brown; pterostigma dark brown apically, pale yellow basally; tegula pale yellow; ovipositor brown, ovipositor apex strongly sclerotised; sheaths brown becoming darker to apex. **Head:** clypeus slightly rugose-acinose; face finely striate with acinose microsculpture; frons rugose; vertex striate-rugose (Fig. 4B); temple slightly striate, gena smooth; eye height 1.5 times its width; malar space 0.5 times eye height; temple with same length as eye width (lateral view); hypoclypeal depression elliptic; ocellar-ocellar distance 3 times diameter of lateral ocellus; length of scape 1.5 times its width (frontal view); antenna with 28 flagellomeres. **Mesosoma:** length of mesosoma 2.0 times longer than high; pronotum striate-rugose laterally; pronotal groove slightly scrobiculate; propleuron striate-rugose; mesoscutal lobes coriaceous (Fig. 4C); notauli wide, deep, scrobiculate, joining at the middle of mesoscutum in a longitudinally costate-rugose area; scutellar disc coriaceous; scutellar sulcus with 5 longitudinal carinae; mesopleural and subalar sulcus continuous, both wide, deep and scrobiculate; mesopleuron porcate-coriaceous dorsally, coriaceous medially and ventrally (Fig. 4D); precoxal sulcus wide, deep and scrobiculate, as long as mesopleuron; venter of mesosoma coriaceous-slightly rugose; propodeum longitudinally costate-rugose dorsally and laterally, rugose-areolate at apex; median and dorsal lateral carinae of propodeum distinguishable beyond middle of propodeum; apical lateral corners short and blunt; spines over hind coxa short and blunt. **Wings:** fore wing 3.9 times length its maximum width; length of pterostigma 4.5 times its maximum width; fore wing vein r 0.5 times length of vein 3RSa; vein m-cu reaching first submarginal cell before vein 2RS; vein (RS+M)b present (Fig. 2C); vein 1cu-a slightly postfurcal to vein 1M; hind wing vein M+CU 0.65 times length of vein 1M. **Legs:** hind coxa strongly rugose-coriaceous dorsally, slightly rugose-coriaceous ventrally, basoventral tubercle present; hind and middle femora slightly coriaceous. **Metasoma:** first tergite longitudinally costate with rugose microsculpture, 2.7 times length its apical width; acrosternite 0.7 times length of first tergite; second tergite striate "V" shaped with rugose microsculpture on basal third, longitudinally striate with coriaceous microsculpture sublaterally on basal 3/4, remaining area smooth (Fig. 3E); remaining tergites smooth and polished; suture between second and third tergites absent; ovipositor 1.1 times length of metasoma. **Variation.** Females. Ovipositor 2.0-2.2 mm; fore wing 3.5-3.9 times length its maximum width; length of pterostigma 4.0-4.5 times its maximum width; first metasomal tergite 2.5-2.7 times length its apical width; acrosternite 0.6-0.7 times length of first tergite; ovipositor 0.9-1.1 times length of metasoma.

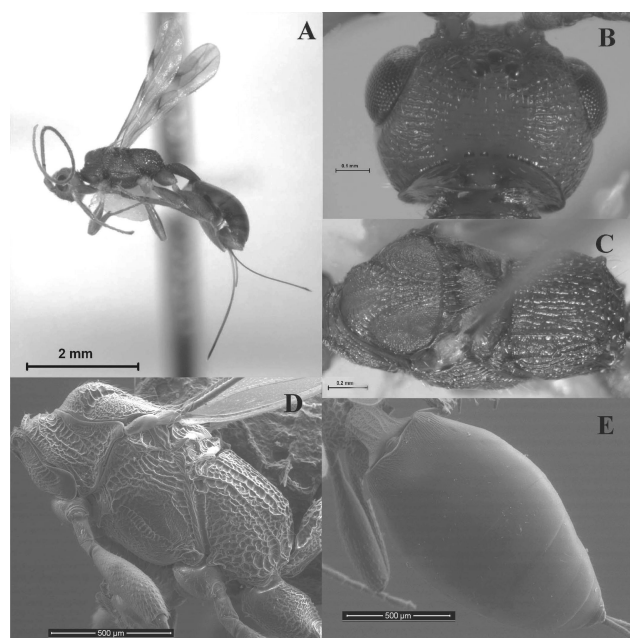


Figure 4. *Notiospathius crypticus* sp. n. Female. Holotype (ASDOR 016): A, habitus, lateral view; B, head, dorsal view; C, mesosoma, dorsal view; D, mesosoma, lateral view; E, metasoma, dorsal view.

Male. Unknown.

Taxonomic summary

Distribution. Southwestern Jalisco, Mexico.

Biology. Unknown.

Etymology. The name of this species refers to its considerable external morphological similarity with other species described in this study, *N. mariachi* sp. n.

Holotype. Female (CNIN IB-UNAM). Mexico, Jalisco, Chamela station, road Chachalaca, 19°29'57" N, 105°2'17" W. 25/VI/2009, sweep, 56 m, H. Clebsch, A. Zaldívar and A. Polaszek colls.; DNA voucher no. ASDOR 0016, GenBank accession no. (COI) JF912317.

Paratypes. Female (DCBU): Mexico, Jalisco, Chamela station, road Chachalaca, 19°29'57" N, 105°2'17" W. 26-27/VI/2009, yellow plates trap. 56 m, H. Clebsch, A. Zaldívar and A. Polaszek colls.; DNA voucher no. ASDOR 0017, GenBank accession nos (COI) JF912318; (cyt b) KC822245.

Remarks. This and 2 other Mexican species, 1 undescribed [4 males; DNA voucher no. CNIN 575, 583, 584, 587; GenBank accession no. (COI) JN870431] and one other described below (*N. mariachi* sp. n.) are morphologically similar and appeared nested together in a clade within a major *Notiospathius* clade in Ceccarelli and Zaldívar-Riverón's (2013) molecular phylogenetic study. Among the morphological features shared by these 3 species are a vertex striate-strongly rugose, slightly banded wings and relatively swollen hind femur. The latter 2 features are similar to those present in species of *Tarasco* (Ceccarelli and Zaldívar-Riverón, 2013); however, the phylogenetic placement and overall morphology of the aforementioned 3 species confirm its placement within *Notiospathius*.

Notiospathius laurae Reséndiz-Flores, Nunes and Zaldívar-Riverón sp. n.

Figs. 2D, 5A-D.

Diagnosis. This species runs in the key provided by Marsh (2002) and Zaldívar-Riverón and De Jesus-Bonilla's (2010, 2011) extension to *N. striatifrons*; however, *N. laurae* mainly differs from the later species by having a gena entirely dark brown (honey yellow in *N. striatifrons*), and second metasomal tergite entirely costate with rugose microsculpture (weakly rugose mid-basally, costate in basal lateral areas, remaining area smooth in *N. striatifrons*).

Female. *Body length:* 3.2 mm; ovipositor length 1.2 mm. *Color:* head dark brown; scape and pedicel brown; flagellomeres brown, apical 10 flagellomeres light brown; palpi light yellow. Mesosoma and metasoma dark brown to black (Fig. 5A); fore and middle coxae brown, trochanter and trochantellus light brown, femur dark brown, tibia and tarsi brown; hind coxa dark brown to black, trochanter and trochantellus light yellow, femur dark brown, tibia light brown at basal third, dark brown apically, tarsi brown;

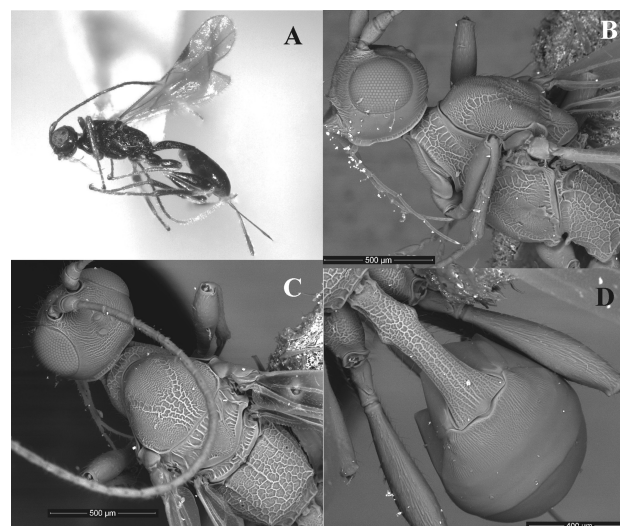


Figure 5. *Notiospathius laurae* sp. n. Female. Holotype (CNIN 644): A, habitus, lateral view; B, head and mesosoma, dorsolateral view; C, mesosoma, dorsal view; D, metasoma, dorsal view.

wings slightly dusky; veins and pterostigma brown; tegula brown. Ovipositor brown, tip of ovipositor strongly sclerotized; sheaths light brown. *Head:* face and vertex striate-rugose (Fig. 5B); frons with concentric rugosities; temple and gena smooth; clypeus slightly rugose; eye height same length its width; malar space 0.3 times eye height; temple 0.3 times eye width (lateral view); hypoclypeal depression elliptic; ocular-ocular distance 2.0 times diameter of lateral ocellus; length of scape 1.5 times its width (frontal view); antennae with 23-24 flagellomeres. *Mesosoma:* length of mesosoma 1.9 times longer than high; pronotum rugose dorsally and laterally; pronotal groove wide and scrobiculate; propleuron slightly striate-rugose anteriorly, slightly coriaceous posteriorly; mesoscutal lobes coriaceous, slightly rugose-coriaceous along edges (Fig. 5C); notauli wide, deep, scrobiculate, not joining, finishing after middle of mesoscutum in a longitudinally costate-rugulose area; scutellar disc coriaceous; scutellar suture with 5 longitudinal carinae; mesopleural sulcus wide, deep and scrobiculate, joining subalar sulcus; subalar sulcus distinct and scrobiculate; mesopleuron rugose-slightly coriaceous dorsally, coriaceous medially and ventrally (Fig. 5B); precoxal sulcus wide, deep and scrobiculate, as long as mesopleuron; venter of mesosoma coriaceous, propodeum rugose-areolate, with slightly defined, incomplete median and sublateral longitudinal carinae; spines at apical lateral corners short and blunt; spines over hind coxa absent. *Wings:* fore wing length 4.0 times higher than its maximum width; pterostigma length 3.6 times longer its maximum width; fore wing vein r 0.5 times

length of vein 3RSa (Fig. 2D); vein m-cu reaching first submarginal cell before vein 2RS; vein (RS+M)b present; vein 1cu-a slightly postfurcal to vein 1M; hind wing vein M+CU 0.6 times length of vein 1M. Legs: hind coxa rugose-coriaceous, basoventral tubercle absent; femora slightly coriaceous. *Metasoma*: first tergite longitudinally costate with rugose microsculpture, its length 2.7 times its apical width; basal sternal plate (acrosteronite) 0.7 times length of first tergite; second tergite longitudinally costate with rugose microsculpture; remaining metasomal tergites smooth (Fig. 5D); suture between second and third tergites almost indistinct, straight; ovipositor 0.8 times length of metasoma.

Variation. Females. Body length 3.0-3.3 mm; ovipositor length 1.1-1.2 mm; eye height 1.0-1.2 times its width; temple 0.3-0.4 times eye width; antenna with 24-25 flagellomeres; mesosoma 1.8-1.9 times longer than high; fore wing length 4.0-4.6 times higher its maximum width; fore wing vein r 0.35-0.5 times length of vein 3RSa; first metasomal tergite length 2.3-2.7 times higher than its apical width; ovipositor length 0.7-0.8 times length of metasoma.

Male. Unknown.

Taxonomic summary

Distribution. This species was collected in San Agustín Loxicha and Santiago la Galega, southeastern Oaxaca, Mexico.

Biology. Unknown.

Etymology. This species was named after the first author's girlfriend, Laura Díaz-Álvarez.

Holotype. Female (CNIN IB-UNAM). Mexico, Oaxaca, San Agustín Loxicha, 16°0'43" N, 96°31'53" W. 19/VI/2010, sweep, 1387 m, S. Ceccarelli, H. Clebsch and V. de Jesús colls.; DNA voucher no. CNIN 644, GenBank accession no. (COI) JN870614.

Paratypes. 2 females (CNIN IB-UNAM). 1 female: Mexico, Oaxaca, San Agustín Loxicha, 16°0'43" N, 96°31'53" W. 19/VI/2010, sweep, 1387 m, S. Ceccarelli, H. Clebsch and V. de Jesús colls.; DNA voucher no. CNIN 571, GenBank accession nos (COI) JN870427 (cyt b) JN870602; (*wingless*) JN870725; (EF-1alpha) KC822055; 1 female: Mexico, Oaxaca, Candelaria Loxicha, 15°58'6" N, 96°28'19" W. 19-21/VI/2010, yellow plates, 1159 m, S. Ceccarelli, H. Clebsch and V. de Jesús colls.; DNA voucher no. CNIN 572, GenBank accession number (COI) JN470828.

Notiospathius mariachi Reséndiz-Flores, Nunes and Zaldívar-Riverón sp. n.

Figs. 2F, 6A-E.

Diagnosis. Morphologically very similar to *N. crypticus*, but see differences between them in the diagnosis of the latter species.

Female. *Body length*: 2.6 mm, ovipositor 1.4 mm. *Color*: mesosoma and metasoma brownish orange (Fig. 6A); head, scape and pedicel slightly lighter; ocelli white; flagellomeres brownish orange, becoming lighter to apex; palpi brown; fore and middle coxae, trochanter and trochantellus pale yellow, femora, tibiae and tarsi brown-orange; hind coxa brown-orange, pale yellow apically, trochanter and trochantellus pale yellow, femur, tibia and tarsi brown-orange; wings slightly banded; veins brown; pterostigma dark brown apically, pale yellow basally; tegula pale yellow; ovipositor brown, ovipositor apex strongly sclerotised; sheaths brown becoming darker to apex. *Head*: clypeus slightly rugose-acinose; face finely striate-rugose; frons slightly rugose; vertex striate-rugose (Fig. 6B); temple and gena smooth; eye height 1.3 times its width; malar space 0.5 times eye height; temple with same length as eye width (lateral view); hypoclypeal depression elliptic; ocular-ocellar distance 4 times diameter of lateral ocellus; length of scape 1.2 times its width (frontal view); antenna with 18 flagellomeres. *Mesosoma*: length of mesosoma 2.0 times longer than high; pronotum striate-rugose laterally; pronotal groove slightly scrobiculate; propleuron slightly rugose; mesoscutal lobes coriaceous (Fig. 6D); notauli wide, deep, scrobiculate, joining at the middle of mesoscutum in a longitudinally costate-rugose area area; scutellar disc coriaceous; scutellar sulcus with

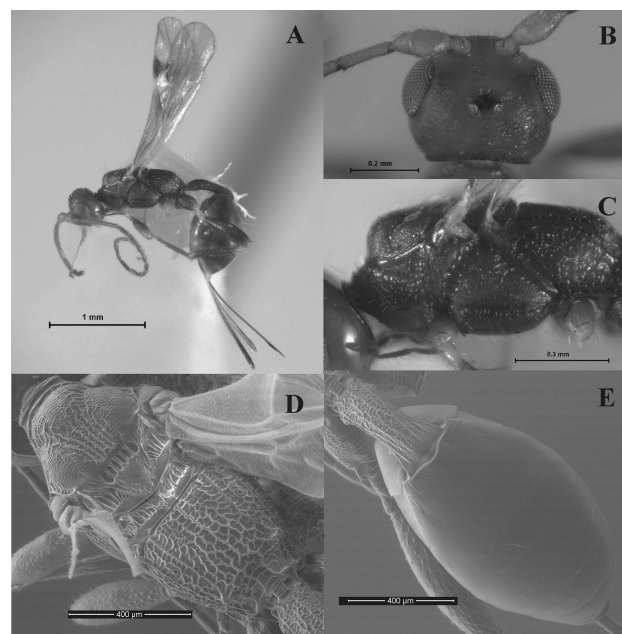


Figure 6. *Notiospathius mariachi* sp. n. Female. Holotype (ASDOR 463): A, habitus, lateral view; B, head, dorsal view; C, mesosoma, lateral view; D, mesosoma, dorsal view; E, metasoma, dorsal view.

3 longitudinal carinae; mesopleural and subalar sulcus continuous, both wide, deep and scrobiculate; mesopleuron porcate-coriaceous dorsally, coriaceous medially and ventrally (Fig. 6C); precoxal sulcus wide, deep and scrobiculate, as long as mesopleuron; venter of mesosoma coriaceous; propodeum rugose-areolate; median and dorsal lateral carinae of propodeum only distinguishable basally; apical lateral corners short and blunt; spines over hind coxa indistinguishable. *Wings*: fore wing 3.4 times length its maximum width; length of pterostigma 3.0 times its maximum width; fore wing vein r 0.4 times length of vein 3RSa; vein m-cu reaching first submarginal cell before vein 2RS (Fig. 2F); vein (RS+M)b present; vein 1cu-a slightly postfurcal to vein 1M; hind wing vein M+CU 0.6 times length of vein 1M. *Legs*: hind coxa rugose-coriaceous dorsally, coriaceous ventrally, basoventral tubercle present; hind femur coriaceous. *Metasoma*: first tergite longitudinally costate with rugose microsculpture, 2.5 times length its apical width; acrosternite 0.7 times length of first tergite, second tergite striate "V" shaped with rugose microsculpture laterally, slightly acinose to smooth medially on basal half, remaining area smooth and polished (Fig. 6E); remaining tergites smooth and polished; suture between second and third tergites absent; ovipositor with same length as metasoma.

Variation. Females. Body length 2.6-3.0 mm; ovipositor 1.4-1.8 mm; fore wing 3.4-3.8 times length its maximum width; acrosternite 0.6-0.8 times length of first metasomal tergite; ovipositor 1.0-1.2 times length of metasoma; antenna with 18-22 flagellomeres.

Male. Similar to female; body length 2.3-2.6 mm; second metasomal tergite costate to 0.8 of tergite, remaining area smooth; third tergite acinose to 0.8 of tergite basally, remaining area smooth.

Taxonomic summary

Distribution. Southwest Jalisco, Mexico.

Biology. Unknown.

Etymology. The name of this species refers to the most famous Mexican folk music, the mariachi music, which is typical from Jalisco, the state where its type series was collected.

Holotype. Female (CNIN IB-UNAM). Mexico, Jalisco, Chamela station, road Ardilla, 19°30'15" N, 105°2'16" W. 20/ XI / 2009, sweep, 39 m, A. Zaldívar coll.; DNA voucher no. ASDOR 463, GenBank accession no. (COI) HM434544.

Paratypes. 4 specimens, 2 females, 2 males (CNIN IB-UNAM, DCBU). 1 male: Mexico, Jalisco, Chamela station, road Chachalaca, 19°29'57" N, 105°2'17" W. 26-27/ VI / 2009, yellow plates trap, 56 m, H. Clebsch, A. Zaldívar and A. Polaszek colls.; DNA voucher no. ASDOR 019, GenBank accession nos (COI) JF912320; (cyt b)

KC822246; (*wingless*) KC822110; (28S) HQ200668. 1 female: Mexico, Jalisco, Chamela station, road Chachalaca, 19°29'57" N, 105°2'17" W. 26-27/ VI / 2009, yellow plates trap, 56 m, H. Clebsch, A. Zaldívar and A. Polaszek colls.; DNA voucher no. ASDOR 018, GenBank accession no. (COI) JF912319. 1 male. Mexico, Jalisco, Chamela station, road Calandria, 19°30'17" N, 105°2'15" W. 3/ IX / 2009, sweep, 52 m, H. Clebsch and A. Zaldívar colls.; DNA voucher no. ASDOR 357, GenBank accession nos (COI) HM434507; (28S) HQ200669. 1 female. Mexico, Jalisco, Chamela station, road Calandria, 19°30'17" N, 105°2'15" W. 4/ IX / 2009, sweep, 52 m, H. Clebsch and A. Zaldívar colls.; DNA voucher no. ASDOR 355. DCBU). 1 male. Chamela station, road Chachalaca, 19°29'57" N, 105°2'17" W. 26-27/ VI / 2009, yellow plates trap, 56 m, col. H. Clebsch, A. Zaldívar DNA voucher no. ASDOR 019; GenBank accession nos (COI) JF912320; (cyt b) KC822246; (*wingless*) KC822110; (28S) HQ200668 DCBU). Chamela station, road Calandria, 19°30'17" N, 105°2'15" W. 3/ IX / 2009, sweep, 52 m DNA voucher no. ASDOR 357; GenBank accession nos (COI) HM434507; (28S) HQ200669; Chamela station, road Chachalaca, 19°29'57" N, 105°2'17" W. 26-27/ VI / 2009, yellow plates trap, 56 m, col. H. Clebsch, A. Zaldívar colls. DNA voucher no. ASDOR 018; GenBank accession no. (COI) JF912319. 1 male. Mexico, Jalisco, Chamela station, road Calandria, 19°30'17" N, 105°2'15" W. 3/ IX / 2009, sweep, 52 m, col. H. Clebsch, A. Zaldívar, DNA voucher no. ASDOR 357; GenBank accession nos (COI) HM434507; (28S) HQ200669. 1 female. Mexico, Jalisco, Chamela station, road Calandria, 19°30'17" N, 105°2'15" W. 4/ IX / 2009, sweep, 52 m, col. H. Clebsch DNA voucher no. ASDOR 355.

Notiospathius tuxtlaensis Reséndiz-Flores, Nunes and Zaldívar-Riverón sp. n.

Figs. 2E, 7A-D.

Diagnosis. Considerably similar to *N. terminalis* Ashmead; however, it differs from the latter species mainly by having the hind coxa brown to dark brown (yellow with brown lateral spots in *N. terminalis*), and fourth and fifth metasomal tergites coriaceous to slightly coriaceous basally (entirely smooth in *N. terminalis*).

Female. *Body length*: 7.0 mm; ovipositor length 8.5 mm. *Color*: head dark brown; scape and pedicel dark brown; flagellomeres brown, apical segments white; palpi pale yellow. Mesosoma and first, second, fourth and fifth metasomal tergites dark brown, third tergite honey yellow laterally, dark brown medially, remaining tergites light yellow medially, dark brown laterally (Fig. 7A); fore and middle coxae, trochanter and trochantellus pale yellow, femora light yellow on basal third, dark brown to brown on apical 2/3, tibia and tarsi dark brown; hind coxa, trochanter

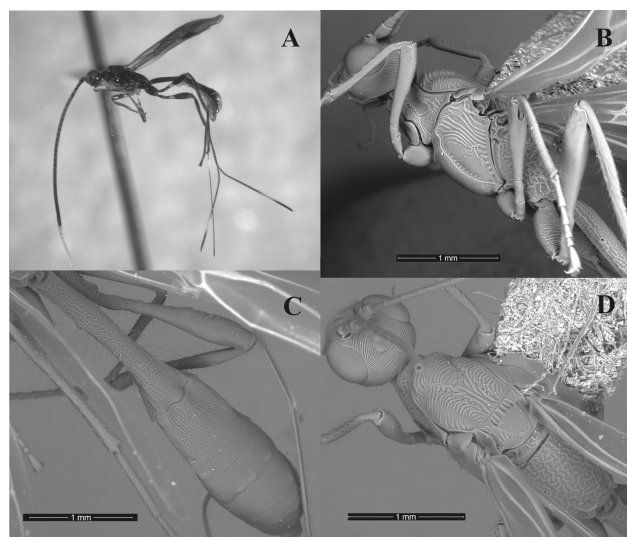


Figure 7. *Notiospathius tuxtlaensis* sp. n. Female. Paratype (CNIN 455): A, habitus, lateral view; B, head and mesosoma, lateral view; C, metasoma, dorsal view; D, mesosoma, dorsal view.

and trochantellus brown, femur pale yellow on basal third, dark brown on apical 2/3, tibia and tarsi brown. Wings banded; veins brown to light brown; pterostigma dark brown; tegula honey yellow. Ovipositor brown, ovipositor apex strongly sclerotised; sheaths dark brown, turning black apically, with a light yellow band pre-apically. **Head:** face, frons, vertex and superior part of temple, striate; gena smooth; clypeus acinose; eye height 0.8 times length eye width; malar space 0.5 times than eye height; temple 0.4 times eye width (lateral view); hypoclypeal depression elliptic; ocular-ocellar distance about 2.0 times diameter laterals ocellus; length of scape 2.0 times its width (frontal view); antenna with 26 flagellomeres (broken). **Mesosoma:** length of mesosoma 2.2 times its maximum height; pronotum rugose dorsally, costate-rugose laterally; pronotal groove wide, deep, slightly scrobiculate laterally and scrobiculated medially; propleuron acinose-costate, lateral mesoscutal lobes costate-slightly coriaceous transversely, with a median longitudinal stripe slightly rugose, median mesoscutal lobe costate-slightly coriaceous transversely (Fig. 7D); notauli wide, deep and scrobiculate, obscuring at half of mesoscutum in a longitudinally porcate area; scutellar disc smooth; scutellar groove with 5 longitudinal carinae; mesopleural sulcus shallow and porcate, not joining with subalar sulcus; subalar sulcus narrow and indistinct; mesopleuron porcate dorsally and medially, slightly rugose anteroventrally, smooth posteroventrally (Fig. 7B); precoxal sulcus narrow, scrobiculate, as long

as mesopleuron; venter of mesosoma smooth; propodeum strongly rugose-areolate with coriaceous microsculpture; longitudinal carinae absent; spines at apical-lateral corners absent, spines over hind coxa short and blunt. **Wings:** fore wing length 4.4 times its maximum width; pterostigma length 4 times its maximum width; fore wing vein r 0.25 times length of vein 3RSa; vein m-cu reaching first submarginal cell before vein 2RS; vein (RS+M)b present (Fig. 2E); vein 1cu-a antefurcal to vein 1M; hind wing vein M+CU 0.4 times length of vein 1M. **Legs:** femora with a more or less distinct mid-dorsal swelling area; middle tibia with a row of 6 spines; hind coxa slightly costate-rugose, basoventral tubercle absent; hind femur smooth. **Metasoma:** first tergite longitudinally costate with rugose microsculpture, its length 3.6 times its apical width; basal sternal plate (acrosternite) about 0.7 times length of first tergite; second and basal 3/4 of third metasomal tergites costate longitudinally with rugose microsculpture; suture between second and third metasomal tergites distinct and straight; third tergite with median transverse groove that curves slightly forward at sides; apical fourth of third metasomal tergite smooth; fourth tergite slightly coriaceous basally, smooth apically; fifth tergite almost indistinct coriaceous basally, smooth apically, remaining tergites smooth and polished (Fig. 7C); ovipositor about 1.8 times length of metasoma.

Variation. Females. Body length 5.3-7.0 mm; ovipositor 6.2-8.5 mm; antenna with 32-41 flagellomeres, last 10-14 flagellomeres white; temple smooth; fore wing length 4.4-5.6 times its maximum height; fore wing vein r 0.3 of 3RSa; fore wing vein 1cu-a interstitial or antefurcal to vein 1M; hind wing vein M+CU 0.35-0.5 times length of vein 1M; hind femur slightly acinose; first metasomal tergite 3.6-4.0 times its apical width; basal sternal plate (acrosternite) about 0.7-0.8 times length of first tergite; fifth tergite almost indistinct to slightly coriaceous basally; ovipositor about 1.8-1.9 times length of metasoma.

Male. Smaller than female, body length 3.5-6.2 mm; apical 2-6 flagellomeres white; mesosoma and metasoma brown to dark brown; fore wing vein 1cu-a interstitial or antefurcal to vein 1M; femora without blister-like swelling; fourth metasomal tergite coriaceous basally.

Taxonomic summary

Distribution. The type series was collected in localities situated along northeastern Oaxaca and southeastern Veracruz, Mexico. This region was originally covered by tropical rain forest, of which only remain some remnant areas.

Biology. Unknown.

Etymology. The name of this new species refers to Los Tuxtlas Biological Station located in Veracruz, place where most of its type series was collected.

Holotype. Female (CNIN IB-UNAM). Mexico, Oaxaca, Santiago Comaltepec, 17°37'42" N, 96°20'48" W. 6-8/VI/2009, yellow plates, 1495 m, A. Zaldivar and H. Clebsch colls.; DNA voucher no. CNIN 460, GenBank accession nos (COI) JN870335; (*wingless*) JN870675.

Paratypes. 25 specimens, 11 males, 14 females (CNIN IB-UNAM; DCBU; CNC). 3 females: Mexico, Veracruz, Los Tuxtlas, Res. Sta. 33 Km NE Catemaco, 01/VII/1983, 160 m, M. Kaulbars coll. 1 female: Mexico, Oaxaca, 15 mi. S. Valle Nacional, 21/VIII/1972, 1200 m, J. Helava coll. 1 male: Mexico, Veracruz, Los Tuxtlas, 18°35'8" N, 95°3'39" W. IX/ 2007, Malaise trap, 703 m, B. Ruiz coll.; DNA voucher no. CNIN 481, GenBank accession no. (COI) JN870353. 1 male, 1 female: Mexico, Oaxaca, Santiago Comaltepec, 17°42'11" N, 96°18'15" W, 7/VI/2009, yellow plates. 703 m, A. Zaldivar and H. Clebsch colls.; DNA voucher no. CNIN 358, 473, GenBank accession nos (COI) JN870285, 348; (*cyt b*) JN870457, 525; (*wingless*) JN870617, 685; (EF-1alpha) KC822037. 1 male: Mexico, Oaxaca, Santiago Comaltepec, 17°41'46" N, 96°19'18" W, 7-9/VI/ 2009, yellow plates trap, 711 m, A. Zaldivar and H. Clebsch colls.; DNA voucher nos CNIN 475, GenBank accession nos (COI) JN870350; (*cyt b*) JN870527. 1 male: Mexico, Oaxaca, Valle Nacional, Santiago Progreso, 17°42'40" N, 96°15'51" W, 7/VI/2009, sweep, 147 m, A. Zaldivar and H. Clebsch colls.; DNA voucher no. CNIN 466, GenBank accession nos (COI) JN870341 (*cyt b*) JN870521. 1 female: Mexico, Oaxaca, Santiago Comaltepec, 17°37'42" N, 96°20'48" W, 6-8-VI-2009, YPT/50 plates, 1495 m, A. Zaldivar, H. Clebsch, DNA voucher no. CNIN 455, GenBank accession no. (COI) JN870331; (*cyt b*) JN870671. 4 females, 7 males. Mexico, Veracruz, Est. Biol. Los Tuxtlas, 18°35'6" N, 95°4'30" W, 151 m, sweep, remanente selva alta perennifolia, A. Zaldivar, H. Clebsch, DNA voucher nos CNIN 794, MNCN1, 6, 10, GenBank accession nos KF910719-21. 3 females: Mexico, Veracruz, Los Tuxtlas Res. Station, 33 Km NE Catemaco, 01-VII-1983, 160m, M.Kaulbars coll. 1 female, Mexico, Oaxaca, 15 mi. S. Valle Nacional, 21/VIII/1972 1200 m, J. Helava coll.

Remarks. We have examined 2 specimens from Guatemala and Honduras that apparently belong to 2 separate species that are morphologically similar to *N. tuxtlaensis* and *N. terminalis*. These undescribed species mainly differ from the latter 2 described species by their body sculpture and color.

Acknowledgments

We thank María Cristina Mayorga and Gabriela Aguilar for their help mounting the type specimens, Susana Guzmán for helping with the digital color pictures

and Alberto Jorge García (MNCN, Madrid, Spain) for helping with the SEM digital pictures. This work was in part supported by grants given by Conacyt (Sep-Ciencia Básica, 2008 and Red Temática del Código de Barras de la Vida) and PAPIIT-DGAPA-UNAM (IA200213, convocatoria 2013) to AZR.

Literatura cited

- Cauch-Kumul, R., H. Delfín-González, V. López-Martínez and M. J. Sharkey. 2012. Braconid wasps (Hymenoptera: Braconidae) of northern Yucatan, Mexico: subfamilies Agathidinae and Doryctinae (excluding *Heterospilus* Haliday). *Journal of the Kansas Entomological Society* 85:186-205.
- Ceccarelli, F. S., M. J. Sharkey and A. Zaldivar-Riverón. 2012. Species identification in the taxonomically neglected, highly diverse, Neotropical parasitoid wasp genus *Notiospathius* (Braconidae: Doryctinae) based on an integrative molecular and morphological approach. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 62:485-495.
- Ceccarelli, F. S. and A. Zaldivar-Riverón. 2013. Broad polyphyly and historical biogeography of the Neotropical wasp genus *Notiospathius*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 69: 142-152.
- Harris, R. A. 1979. A glossary of surface sculpturing. *Occasional Papers of Entomology, California Department of Food and Agriculture* 28:1-31.
- Hebert, P. D. N., S. Ratnasingham and J. R. Dewaard. 2003. Barcoding animal life: cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species. *Proceedings of the Royal Society of London B* 270:96-99.
- López-Estrada, E. K., G. R. Briceño, M. A. Smith, J. F. Nunes, A. Penteado Dias, F. S. Ceccarelli, H. Clebsch and A. Zaldivar-Riverón. 2012. Seven new species of *Notiospathius* (Hymenoptera, Braconidae, Doryctinae) from northwest Venezuela. *Journal of Hymenoptera Research* 29: 37-61.
- Marsh P. M. 2002. The Doryctinae of Costa Rica (excluding the genus *Heterospilus*). *Memoirs of the American Entomological Institute* 70:1-319.
- Sharkey, M. J. and R. A. Wharton. 1997. Morphology and terminology. In *Manual of the New World genera of the family Braconidae* (Hymenoptera), R. A. Wharton, P. M. Marsh and M. J. Sharkey (eds.). Special publication of the International Society of Hymenopterists, n° 1. Washington, D. C. p. 19-37.
- Wharton, R. A. 2006. The species of *Sternaulopius* Fischer (Hymenoptera: Braconidae, Opiinae) and the braconid sternaulus. *Journal of Hymenoptera Research* 17:317-347.
- Zaldivar-Riverón, A. and V. S. De Jesús Bonilla. 2010. Redescription of species of the Neotropical parasitoid *Notiospathius* Mathews et Marsh (Braconidae: Doryctinae) based on their nineteenth and early twentieth century types. *Zootaxa* 2543:31-42.
- Zaldivar-Riverón, A. and V. S. De Jesús Bonilla. 2011. Erratum: Redescription of species of the Neotropical parasitoid

Notiospathius Mathews et Marsh (Braconidae: Doryctinae) based on their nineteenth and early twentieth century types. Zootaxa 2792:68.
Zaldívar-Riverón, A., A. Rodríguez-Jiménez, C. E. Sarmiento, C.

Pedraza-Lara and E. K. López-Estrada. 2013. Description and phylogenetic relationships of *Bolivar* gen. nov., a new genus of Neotropical doryctine wasps (Braconidae). Invertebrate Systematics 27:673-688.

Appendix. List of the 44 currently recognised species of *Notiospathius*.

<i>N. araguae</i> López-Estrada and Zaldívar-Riverón	<i>N. laurae</i> sp. n.
<i>N. angustus</i> Marsh	<i>N. leucacrocera</i> (Enderlein)
<i>N. ater</i> De Jesús-Bonilla, Nunes, Pentead-Dias and Zaldívar-Riverón	<i>N. mariachi</i> sp. n.
<i>N. badius</i> Marsh	<i>N. melosus</i> Marsh
<i>N. bicolor</i> Marsh	<i>N. nigra</i> Marsh
<i>N. bisculcatus</i> sp. n.	<i>N. ninae</i> Marsh
<i>N. boharti</i> Marsh	<i>N. novateutoniae</i> De Jesús-Bonilla, Nunes, Pentead-Dias and Zaldívar-Riverón
<i>N. bolivari</i> López-Estrada and Zaldívar-Riverón	<i>N. pauli</i> (Marsh)
<i>N. carolinae</i> (Marsh)	<i>N. platycorsus</i> Marsh
<i>N. caudatus</i> (Szépligeti)	<i>N. rugunotum</i> Marsh
<i>N. chinanteco</i> sp. n.	<i>N. saminae</i> Marsh
<i>N. colombianus</i> (Enderlein)	<i>N. sculpturatus</i> (Enderlein)
<i>N. crypticus</i> sp. n.	<i>N. shawi</i> Marsh
<i>N. curvilineatus</i> López-Estrada and Zaldívar-Riverón	<i>N. sulcatus</i> De Jesús-Bonilla, Nunes, Pentead-Dias, Zaldívar-Riverón
<i>N. dantei</i> López-Estrada and Zaldívar-Riverón	<i>N. striatifrons</i> (Cameron)
<i>N. diversus</i> (Szépligeti).	<i>N. terminalis</i> (Ashmead)
<i>N. eleutherae</i> (Ashmead)	<i>N. tinclipennis</i> (Cameron)
<i>N. estradae</i> López-Estrada and Zaldívar-Riverón	<i>N. tuxtlaensis</i> sp. n.
<i>N. flavotestaceus</i> (Ashmead)	<i>N. ugaldei</i> Marsh
<i>N. fuscipes</i> (Cameron)	<i>N. venezuelae</i> López-Estrada and Zaldívar-Riverón
<i>N. janzeni</i> Marsh	<i>N. xanthofasciatus</i> De Jesús-Bonilla, Nunes, Pentead-Dias and Zaldívar-Riverón
<i>N. johnlennoni</i> De Jesús-Bonilla, Nunes, Pentead-Dias and Zaldívar-Riverón	
<i>N. larensis</i> López-Estrada and Zaldívar-Riverón	



Inventario de la macro-fauna reclutada sobre sustrato artificial suspendido en bahía Concepción, Baja California Sur, México

Checklist of the macro-fauna recruited onto suspended artificial substrate in Bahía Concepción, Baja California Sur, Mexico

Michael P. Murtaugh y Luis Hernández✉

Laboratorio de Sistemas Arrecifales, Universidad Autónoma de Baja California Sur. Carretera al sur Km. 5.5, 23080, La Paz, Baja California Sur, México.

✉ lghm@uabcs.mx

Resumen. Los asentamientos humanos a lo largo de la zona costera han traído consigo impactos a la biota natural. Para disminuir los impactos provocados por pesquerías, el centro regional de investigación pesquera comenzó con el maricultivo de pargo lunarejo (*Lutjanus guttatus*) en bahía Concepción. No obstante, la colocación de artes de cultivo en el mar actúa como sustrato favorable para especies no deseadas. El presente estudio atendió la iniciativa de un grupo de pescadores con vías a expandir el piscicultivo en bahía Concepción, el objetivo fue evaluar los cambios estacionales en los ensamblajes de la fauna que se recluta en los sistemas de cultivo. Cada uno de 3 módulos –compuestos de 4 canastas ostrícolas– se suspendieron en la columna y al mes se retiraron para registrar la fauna reclutada. Enseguida, los módulos se limpiaron exhaustivamente y nuevamente se colocaron en el sitio del cultivo para ser examinados al siguiente mes, y así sucesivamente durante un año. Se registraron en total 74 especies, de las cuales el 14% ampliaron su distribución geográfica. Mediante el índice de Jaccard, se detectó que hay un 42% de similitud entre temporadas cálidas y frías, lo que denota una marcada estacionalidad de los ensamblajes a lo largo del año.

Palabras clave: canastas Nestier, reclutamiento, Olmstead Tukey, golfo de California, inventario.

Abstract. Human settlements along the marine coastlines have brought with them anthropic pressures that affect the natural biota. To decrease the pressures caused by fisheries in Baja California Sur, the regional fisheries research center has begun marine farming of the spotted rose snapper (*Lutjanus guttatus*) in Bahía Concepcion. The placement of farming materials in the marine environment also acts as favorable substrate for the colonization and recruitment of many unwanted marine organisms. To evaluate the seasonal change of fauna recruiting onto farming materials, this study used the help of local fishermen to possibly expand fish farming in Bahía Concepcion. The biofouling assemblage that is later listed was obtained by submerging 3 modules of 4 oyster boxes each for a month; then all organisms were identified and counted, the modules were cleaned, and submerged again for the following month. This methodology was repeated during a year-round cycle, and by this means a total of 75 species were identified, out of which 14% had expanded their distribution. Moreover, a 42% Jaccard similarity was registered between the warm and cold season, which demonstrates a noticeable seasonal change in the biofouling assemblages.

Key words: Nestier boxes, recruitment, Olmstead Tukey, Gulf of California, inventory.

Introducción

La zona costera es un área de gran importancia ecológica y representa también una fuente primordial de recursos económicos, ya que es una zona de crianza y reproducción para numerosas especies con valor comercial (Ramos y Mas, 1995). Debido a estos atributos, los asentamientos humanos a lo largo de esta área han proliferado durante siglos (Lam et al., 2009); sin embargo,

el constante aumento poblacional crea una demanda de pesca destinado al consumo mayor a lo que la pesca por sí sola puede proporcionar (Cottee y Petersan, 2009; FAO, 2012; Bergqvist y Gunnarsson, 2013). Como alternativa para abastecer esta creciente demanda, se ha implementado el uso de la acuicultura por todo el mundo (Cottee y Petersan, 2009; Bergqvist y Gunnarsson, 2013) y, en particular, dentro de bahía Concepción con el maricultivo de pargo lunarejo *Lutjanus guttatus* (Mercado-Ortiz, 2009). La colocación de jaulas flotantes en el medio marino actúan como atrayentes de fauna, ya que los materiales de cultivo; estructura plástica, redes, lastres, cabos y boyas;

Recibido: 06 noviembre 2012; aceptado: 13 marzo 2013

sirven como sustrato disponible para la colonización de organismos incrustantes (Inclán, 1986; Nagabhushanam y Thompson, 1998; Mannino y Sara, 2008; Mercado-Ortiz, 2009; Sliskovic et al., 2011). Esta colonización de especies no deseadas provocan serios problemas técnicos y económicos para las distintas industrias marinas (Rosenhahn et al., 2008; Rosenhahn y Sendra, 2012; Cho, 2013), ya que en el caso de la acuicultura, pueden obstruir la circulación de agua rica en oxígeno y nutrientes hacia el interior del cultivo y aumentar el peso total de las instalaciones (LeBlanc et al., 2002; Pit y Southgate, 2003; Qian et al., 2007; Huang et al., 2010; Cao et al., 2011). Aunado al impacto ambiental que provoca un piscicultivo (Vita et al., 2002), la fauna incrustante puede provocar alteraciones al ambiente por una excesiva producción de nutrientes limitantes como nitrógeno, en forma de nitrato o amonio, y fósforo, en forma de fosfato (Mazouni et al., 2001; Vita et al., 2002; Mannino y Sara, 2008; David et al., 2009; Sliskovic et al., 2011). Debido a la importancia de esta fauna en el funcionamiento del ecosistema, una gran cantidad de estudios se han realizado en relación con estos ensamblajes por todo el mundo, como, por ejemplo, el monitoreo de fauna incrustante sobre plataformas de petróleo en California (Bram et al., 2005; Page et al., 2006), muelles en Italia (Marchini et al., 2007), sistemas de enfriamiento de agua en Corea (Lee et al., 1998) y cultivos de bivalvos en India (Balakrishnan et al., 1984), México (Inclán, 1986), Rusia (Khalaman, 2001) y Nueva Zelanda (Woods et al., 2012).

Por otro lado, mediante la utilización de descriptores ecológicos, distintos autores han logrado describir la sucesión de estos ensamblajes en India (Rajagopal et al., 1997) y Rusia (Kravtsova et al., 2006), la variación espacio-temporal de su reclutamiento en Australia (Rule y Smith, 2005) y México (Winfield et al., 2007), patrones de colonización asociados a la profundidad en Australia (Rule y Smith, 2007) y comparaciones entre la fauna incrustante y la biota natural del lugar en el mar Rojo (Perkol-Finkel et al., 2006), Australia (Rule y Smith, 2007) y China (Lam et al., 2009). Gracias a estos estudios se conoce que la fauna incrustante presenta cierto grado de semejanza a la biota natural, sin embargo, va a depender en gran medida de las características estructurales de ambos sustratos, artificial y natural (Perkol-Finkel et al., 2006), ya que el reclutamiento de la mayoría de las especies es llevado a cabo por medio de asentamiento larval y metamorfosis (Sahu et al., 2013). Por esta razón, el sustrato artificial proporcionará el único espacio favorable para el asentamiento de ciertas especies en un área determinada, de tal manera que también favorece el reclutamiento de especies invasoras o exóticas (Marchini et al., 2007; Pérez-Schultheiss, 2009).

La colocación de estructuras artificiales dentro de las zonas costeras, con el propósito de crear un hábitat favorable para el asentamiento de especies se ha llevado a cabo desde tiempos muy antiguos, principalmente como un método para aumentar la captura de organismos sujetos a la pesca (Moura et al., 2004; Boaventura et al., 2006; Castro-Hernández et al., 2007). Sin embargo, más recientemente se han utilizado para la captación de semilla con fines de acuicultura (Inclán, 1986; Monteforte, 2003; Núñez et al., 2006), el repoblamiento de especies o restauración de áreas perturbadas (Félix-Pico et al., 1997; Medina-Rosas et al., 2005), la creación de nuevos hábitats para fines recreativos (Boaventura et al., 2006; Perkol-Finkel y Benayahu, 2005) y la descripción faunística de un sitio en específico (Inclán, 1986; Winfield et al., 2007, 2010). Debido a que la utilización de estructuras en el mar tienen una dimensión conocida, se ha logrado disminuir la problemática relacionada con la evaluación de la biodiversidad referida a una superficie o área de observación, de tal manera que conociendo las dimensiones del sustrato introducido en el mar, se obtienen resultados comparables a diferentes escalas (Crossman y Cairns, 1974; Smith y Rule, 2002). El monitoreo de la biodiversidad incrustante se considera un componente principal para el desarrollo de acuicultura sustentable (Lee et al., 1998; Vita et al., 2002; Woods et al., 2012), ya que evalúa la naturaleza, la gravedad y la magnitud de los impactos derivados de la presión ambiental (Piscart et al., 2006). Asimismo, es un prerequisite para entender la dinámica poblacional y organización comunitaria del sitio (Sahu et al., 2013).

En particular, el conocimiento sobre la biodiversidad de bahía Concepción se restringe a algunos inventarios faunísticos para diferentes grupos taxonómicos, entre ellos, artrópodos (Ramírez-Guillén, 1983; Ríos, 1992), poliquetos (Salazar-Vallejo, 1985) y peces (Rodríguez-Romero et al., 1992, 1994, 1997). De esta manera, se conocen para la bahía 30 especies de cangrejos anomuros (Ramírez-Guillén, 1983), 16 especies de camarones alfeidos (Ríos, 1992), 99 especies de gusanos poliquetos (Salazar-Vallejo, 1985) y 146 especies de peces (Rodríguez-Romero et al., 1992, 1994, 1997). Por otro lado, Hinojosa-Arango y Riosmena-Rodríguez (2004) describieron la fauna asociada a mantos de rodolitos en 2 sitios de bahía Concepción, en donde registraron 47 especies pertenecientes a 9 fila. Además, varios estudios con fines de acuicultura malacológica han sido realizados en la bahía por diversos autores (Baquero et al., 1983; Villalejo-Fuerte et al., 1995, 1996a, 1996b; Arreola-Hernández, 1997; Gorrostieta-Hurtado, 1997; Baquero y Aldana, 2000; Ceballos-Vázquez et al., 2000), sin embargo, la mayor cantidad son dedicados a los moluscos bivalvos, con énfasis en la almeja catarina *Argopecten*

ventricosus (Félix-Pico et al., 1989; León et al., 1991; Villalejo-Fuerte y Ochoa, 1993; Martínez y Garate, 1994; Félix-Pico et al., 1997; Félix-Pico, 2006). A diferencia de la mayoría de los estudios mencionados anteriormente, el presente trabajo se desarrolló en un solo sitio de muestreo: playa Guadalupe, dentro de bahía Concepción, ya que en ese lugar se desarrolla el maricultivo del pargo lunarejo. Por lo anterior, la fauna mencionada a continuación representa un ensamblaje local de organismos incrustantes con potencial de impactar el piscicultivo y el ambiente circundante. Debido a que los impactos provocados por jaulas flotantes son considerados altamente localizados (Vita et al., 2002) y la elaboración de bases de datos de la biota nativa es esencial para la creación de protocolos de mantenimiento (Mandal y Harkantra, 2013), el objetivo del presente estudio fue generar una base de datos a escala local, con abundancias temporales y similitud faunística entre ellas, que servirá como línea base para el monitoreo del sitio de cultivo y mantenimiento de las instalaciones. Por esta razón, la información presentada a continuación fue desarrollada para beneficiar la continuación y posible expansión del maricultivo de pargo lunarejo en playa Guadalupe.

Materiales y métodos

Área de estudio. Playa Guadalupe se encuentra en la porción noreste de bahía Concepción, cercano a la boca de la bahía, en las coordenadas 26°49'43" N, 111°49'59" O. Presenta un sustrato arenoso con presencia estacional de algas y pastos marinos. Un estudio reciente y puntual en el sitio de muestreo indicó que la temperatura superficial del agua fluctúa anualmente entre los 16±1.8° C en invierno y 30±0.83° C en verano; la salinidad varía poco, alrededor de su media anual de 35.8 ppm y el oxígeno disuelto va desde 6.5±0.96 mg/L para otoño hasta 10±0.86 mg/L a finales de invierno (Mercado-Ortiz, 2009).

Trabajo de campo. El sustrato artificial utilizado fueron canastas plásticas de tipo Nestier, comúnmente conocidas como canastas ostrícolas, debido a su utilización en acuicultura del ostión. Cada canasta presenta una superficie de 1 067 m² y aperturas de 1 cm de luz. Se ensamblaron 3 módulos compuestos por 4 canastas ostrícolas (Figs. 1A, B) cada uno y se suspendieron con una boya en las inmediaciones de playa Guadalupe, procurando que permanecieran superficialmente a no más de 3 m de profundidad. Después de un mes, los módulos se retiraron del agua envueltos en una tela plástica con luz de malla de 1 mm para su transporte a la playa. Los módulos se revisaron minuciosamente separando y cuantificando la fauna y los ejemplares colectados se fijaron en alcohol al 70% para su transporte e identificación en un laboratorio.



Figura 1. A, módulo limpio listo para ser colocado en el sitio de colecta; B, módulo recuperado después de un mes de estar sumergido en el mar.

En el caso de organismos altamente abundantes sólo una porción de ejemplares se preservaron, mientras que el resto sólo fue cuantificado y en situaciones extremas, este conteo fue por medio de extrapolación. Posterior a la recolección de especímenes se llevó a cabo la limpieza exhaustiva de cada canasta ostrícola para eliminar todo rastro de materia orgánica. Los módulos limpios fueron reubicados en el agua en la misma localidad, repitiéndose esta operación mensualmente durante un ciclo anual, adicionalmente, se registró la temperatura superficial de agua con un termómetro marca YSI modelo 50B.

Trabajo de laboratorio. Todo el material obtenido fue transportado al laboratorio de Sistemas Arrecifales, de la Universidad Autónoma de Baja California Sur, para su revisión. Mediante la utilización de microscopios estereoscópico y óptico, y con el apoyo de literatura especializada, se llevó a cabo la identificación de los organismos hasta el nivel mínimo posible. El análisis de los datos consistió en elaborar un diagrama de Olmstead Tukey (Sokal y Rohlf, 1981) para categorizar a las especies en función de su abundancia y frecuencia de aparición como dominantes, abundantes, frecuentes o raras. De esta manera, una especie tendrá la categoría de dominante si presenta una abundancia y frecuencia mayor a las medias aritméticas, mientras que una especie rara será aquella con valores de abundancia y frecuencia menores a las medias. Posteriormente, el ciclo anual de muestreo fue dividido en 2 temporadas definidas, con base en las medias de las temperaturas superficiales del agua: cálida y fría. Las medias se obtuvieron de las temperaturas superficiales registradas mensualmente durante el presente estudio. La temporada cálida estuvo representada por aquellos meses con temperaturas mayores a la media y la temporada fría por los meses con temperaturas por debajo de la media. De esta manera, se calculó la abundancia total de las especies reclutadas por temporada. Finalmente, se aplicó un análisis de similitud de Jaccard (Magurran, 1988), con el fin de determinar el nivel de cambio de

la comunidad en función de la variación estacional por temporadas.

Resultados

Se registraron 74 especies incrustantes pertenecientes a 9 fila, 14 clases, 24 órdenes, 57 familias y 72 géneros, siendo el grupo de los artrópodos el que reclutó mayor cantidad con 38 especies (Fig. 2). Dentro de los artrópodos, los decápodos y anfípodos conformaron el 90% de la riqueza total, mientras que el resto se conformó por 1 tanaidáceo, 1 isópodo y 2 cirripedios. A lo largo del año, el mayor reclutamiento de especies se observó durante la temporada cálida correspondiente a los meses de mayo a octubre, cuando la temperatura superficial osciló entre los 25.6 ± 0.53 y $30.2 \pm 0.83^\circ \text{C}$. De las 74 especies encontradas, 10 (13.5%) ampliaron su distribución geográfica (Apéndice 1).

De acuerdo con el análisis de Olmstead-Tukey, la mayoría de las especies registradas caen dentro de la categoría de raras (57.3%); en tanto que las dominantes acumularon el 24.0% del total (Fig. 3). Con la finalidad de no afectar este análisis, se omitieron las 4 especies dominantes (*Anomia peruviana*, *Balanus trigonus*, *A. ventricosus* y *Erichthonius brasiliensis*) las cuales, por su elevada abundancia, provocaron un fuerte sesgo al resultado obtenido. Se estimó el índice de similitud de Jaccard para comparar los ensamblajes de las 2 temporadas de muestreo y se encontró un valor de 41.8%, por lo que se deduce que sí hay una importante variación entre el periodo más frío y el periodo más caliente.

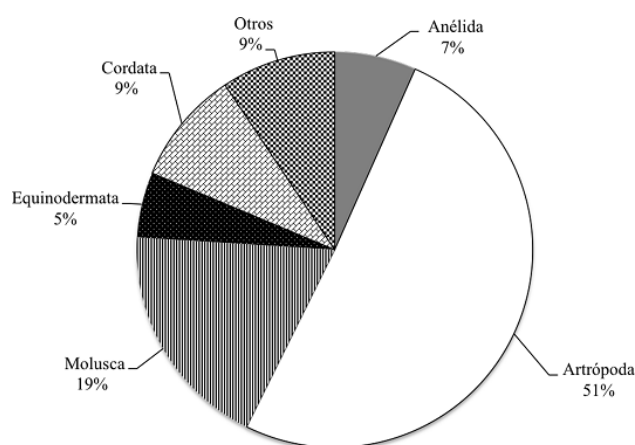


Figura 2. Porcentaje de la riqueza de especies por filum reclutada en sustratos artificiales en playa Guadalupe, durante el periodo de estudio. Dentro de la categoría de "Otros" se encuentran 2 especies de platelmintos, 2 de briozoos, 1 especie de esponja y 1 de gusano echiuro.

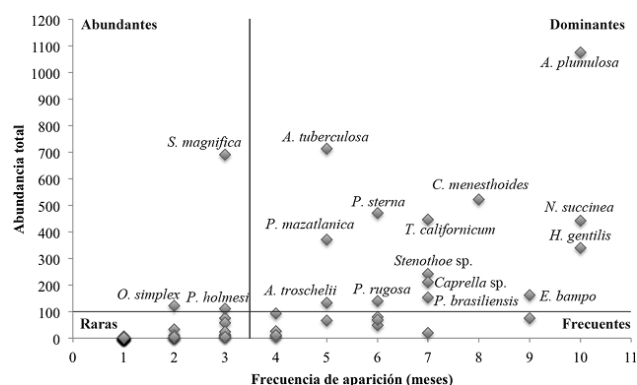


Figura 3. Diagrama de Olmstead Tukey donde se representan las categorías de raras, abundantes, frecuentes y dominantes para la fauna reclutada en playa Guadalupe.

Discusión

Tradicionalmente, la elaboración de inventarios faunísticos se realizan a partir de recolecciones exhaustivas, con el fin de categorizar o describir algún sitio. En el presente estudio el método empleado fue pasivo y el reclutamiento de la fauna se registró mediante la utilización de sustratos artificiales en playa Guadalupe. Esta estrategia permitió documentar una riqueza relativamente alta, 75 especies, ampliar la distribución de 10 especies y registrar por primera ocasión 28 especies para la bahía Concepción. Esfuerzos de reclutamiento en sustratos artificiales se han realizado en otras localidades mexicanas, aunque usualmente el material y métodos utilizados son distintos. Tal es el caso de lo realizado por Winfield et al. (2007, 2010) quienes utilizaron placas de barro y de plástico entre 9 y 13 m de profundidad, cercanos al bentos, durante 1 y 2 meses, y lograron documentar 33 y 26 especies, respectivamente, de crustáceos incrustantes en el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano. El reclutamiento de fauna en sustratos artificiales suspendidos está más relacionado con la recolección de semilla con fines de acuicultura, como, por ejemplo, en el caso de Wright (1997) quien registró 68 especies en la región de La Paz.

Por otro lado, hay grandes carencias en la información básica de muchos grupos taxonómicos, tal es el caso de las esponjas. Este grupo no ha sido muy estudiado en la región, pero se determinó la especie *Leucetta losangelesensis*, la cual se distribuye abundantemente a lo largo de las costas del sur de California, por todo el golfo de California (Dickinson, 1958; Vázquez-Maldonado, 1994) y hasta cabo Corrientes en Jalisco, México (Brusca, 2005a). En un estudio previo dentro de bahía Concepción, Hinojosa-Arango y Riosmena-Rodríguez (2004) identificaron una esponja a nivel género, reclutada sobre mantos de rodolitos

(*Leucetta*), por lo que el presente estudio confirma la presencia de este género en el área. También, por primera ocasión se registraron 2 especies de planarias: *Hylocelis* cf. *californica* y *Notocomplana saxicola*. Estas especies con distribución californiana fueron citadas por Diosdado-Anaya (2006) para la bahía de La Paz (24°06' y 24°47' N, 110°16' y 110°45' O), aproximadamente, 400 km al sur de bahía Concepción, por lo que el presente estudio brinda el registro más norteño para ambas especies dentro del golfo de California. Asimismo, se registró una especie de "gusano cuchara", *Ochetostoma edax* (Echiura), cuya distribución dentro del golfo de California fue asumida desde cabo Lobos, Sonora hasta el canal de Cerralvo (Brusca, 1980, 2005b; Kerstitch y Bertsch, 2007); sin embargo, no se había documentado puntualmente en bahía Concepción.

Respecto a las 5 especies de poliquetos registradas durante el presente estudio, 3 de ellas (*Lepidonotus hupferi*, *Hesione intertexta* y *Neanthes succinea*) fueron previamente registradas para bahía Concepción por Salazar-Vallejo (1985), mientras que las otras 2 (*Sabellastarte indica* y *Hydroides diramphus*) no fueron mencionadas en el inventario de dicho autor. Estas 2 especies presentan distribuciones en el sur del golfo de California, ambos con registros en La Paz (Bastida-Zavala, 1993), por lo que se amplían su distribución hacia el golfo central, aproximadamente 300 km al norte del anterior registro.

La fauna de crustáceos es posiblemente una de las más estudiadas de la región del golfo de California, sin embargo, resultan pocos los estudios dedicados a bahía Concepción. Posiblemente esa sea la razón del elevado porcentaje de registros nuevos (42%), los que se componen principalmente por anfípodos y camarones carideos. Dentro de los camarones carideos, Ríos (1992) señaló la presencia de 16 especies de alfeidos para bahía Concepción, en donde se incluye *Synalpheus biunguiculatus*, además, *Palaemonella holmesi* y *Periclimenes infraspinis* fueron citadas por Rathbun (1904, en Villalobos et al., 1989). Para los anfípodos, Barnard (1979) citó 15 especies presentes en bahía Concepción, mientras que García-Madrigal (2007) documentó 18 especies, entre las cuales *Ampithoe plumulosa*, *E. brasiliensis* y *Melita sulca* estuvieron presentes. La mayoría de los cangrejos braquiuros identificados durante este estudio fueron anteriormente señalados para la bahía por distintos autores (Rathbun, 1930; Brusca, 1980; Villalobos et al., 1989; Hendrickx, 1995; Wicksten, 1996; Arzola-González et al., 2010); sin embargo, los registros de *Moreiradromia saraburei* y *Panopeus purpureus* dentro de la bahía son nuevos. Por otro lado, entre las especies de decápodos que se reclutaron en las canastas, aparecieron algunas con importancia comercial (e. g., Sicyonidae y Portunidae), aunque con abundancia relativa muy baja. Otras especies

registradas podrían tener un mercado en el comercio de ornato, como los camarones carideos *Lyasmata californica* y *Gnathophyllum panamense* (Piña-Espallargas, 2004; Lango et al., 2012).

El crustáceo con la mayor abundancia numérica en reclutamiento fue el balano *B. trigonus*, el cual fue anteriormente registrado para la bahía por Pilsbry (1916, en Young y Ross, 2000). En condiciones de laboratorio, se ha visto que esta especie sincroniza su desove con afloramientos de diatomeas y los cambios estacionales de temperatura y salinidad (Thiyagarajan et al., 2003). Durante el presente estudio, se registró su máxima abundancia después de una variación en temperatura de 21.9 a 24.4° C y una en salinidad de 34.5 a 35.8 ppm durante el mes de marzo. El comportamiento dominante de balanos durante el reclutamiento en sustrato artificial se ha documentado anteriormente durante un par de estudios en otras localidades mexicanas (Winfield et al., 2007, 2010) y se le atribuye a la alta disponibilidad y dispersión de larvas (Brown y Swearingen, 1998), sus elevados intervalos de tolerancia y sus adaptaciones para el asentamiento en diversos sustratos (Celis-Villalba, 2004).

Los moluscos bivalvos de bahía Concepción son relativamente bien estudiados, ya que gracias a su alto valor comercial ha existido un interés por cultivarlos desde hace mucho tiempo. Durante la década de los noventa, los ciclos reproductivos de *Glycymeris gigantea* (Villalejo-Fuerte et al., 1995), *Megapitaria squalida* (Castro et al., 1992; Villalejo-Fuerte et al., 1996a), *Laevicardium elantum* (Villalejo-Fuerte et al., 1996b), *Arca pacifica* y *Cardita affinis* (Gorrostieta-Hurtado, 1997) fueron descritos dentro de la bahía. Recientemente, los ciclos de *Pinna rugosa* y *Spondylus calcifer* se dieron a conocer por Ceballos-Vázquez et al. (2000) y Villalejo-Fuerte y Muñetón-Gómez (2002), respectivamente. Sin embargo, la mayor cantidad de publicaciones enfocadas a una sola especie provienen de estudios dedicados a aspectos relacionados con la recolección y engorda de la almeja catarina *A. ventricosus*, en bahía Concepción (León et al., 1991; Villalejo-Fuerte y Ochoa, 1993; Martínez y Garate, 1994; Félix-Pico et al., 1997; Santamaría et al., 1999; Baqueiro y Aldana, 2000; Félix-Pico, 2006). En el presente estudio, dicha almeja fue reclutada temporalmente con su máximo pico en diciembre, lo que podría ayudar a definir una estrategia de captura de semillas para fines comerciales. Sin embargo, como menciona Félix-Pico et al. (1989), la utilización de canastas Nestier no es el óptimo para su engorda, ya que los orificios se tapan por organismos epibiontes y, de esta manera, ocasionó la mayor cifra de mortalidad en su estudio. Las 4 especies de gastropodos (*Engina* cf. *maura*, *Mitrella caulerpae*, *Crucibulum* (C.) *monticulus* y *Couthouyella menesthoides*) habían sido

previamente registradas para otras localidades del golfo de California (Keen, 1971), particularmente se amplía la distribución de *M. caulerpae* y *C. menesthoides* desde La Paz hacia el golfo central, aproximadamente 300 km. De manera general, el molusco más abundante del presente estudio fue la almeja papelillo *A. peruviana*, descrita anteriormente como uno de los principales competidores por espacio y alimento de la almeja catarina en bahía Concepción (Bojórquez-Verastica, 1997). Debido a su alta abundancia y capacidad de reclutarse durante todo el año, es considerada dominante y con el mayor potencial de moldear los protocolos de mantenimiento de las jaulas flotantes en playa Guadalupe.

Se identificaron 2 especies de briozoarios (Ectoprocta) de amplia distribución geográfica, de los cuales *Bugula neritina* fue documentada para bahía Concepción anteriormente por Hinojosa-Arango y Riosmena-Rodríguez (2004). La segunda especie *Membranipora membranacea* es considerada originaria del Pacífico noreste desde donde logró expandirse por todo el mundo (Caines y Gagnon, 2012; Heindl et al., 2012); sin embargo, dentro del golfo de California su registro había sido limitado a bahía Las Ánimas (28°49' N, 113°21' O) (Pacheco-Ruiz et al., 2007), por lo que su distribución geográfica se extiende hacia el sur, aproximadamente 220 km.

Dentro del grupo de los equinodermos se registró 1 pepino de mar (*Holothuria (Lessonothuria) pardalis*), 1 erizo de mar (*Eucidaris thouarsii*) y 2 ofiuos (*Ophiactis simplex* y *Ophiotrix spiculata*). El ofiuo *O. spiculata* fue anteriormente citado para bahía Concepción por Hinojosa-Arango y Riosmena-Rodríguez (2004), mientras que *O. simplex* y el erizo se consideran habitantes de todo el golfo (Hendrickx et al., 2005). El pepino de mar, previamente registrado por un solo ejemplar en Punta Marcial (25°33' N, 110°59' O) del golfo de California (Solís-Marín et al., 2009), extiende su distribución, aproximadamente 150 km hacia el norte con su registro en bahía Concepción.

En el caso de los peces, 5 de las 7 especies identificadas durante el presente estudio fueron citadas anteriormente dentro de los amplios inventarios ictiológicos de Rodríguez-Romero et al. (1992; 1994; 1998) para bahía Concepción. La ausencia de las 2 especies adicionales (*Labrisomus xanti* y *Hypsoblennius gentilis*) se podría deber principalmente a la metodología utilizada, ya que estas especies tienen hábitos crípticos (Calderón-Parra, 2004; Zayas-Álvarez, 2005) y son difíciles de capturar por los métodos clásicos empleados por Rodríguez-Romero et al. (1992, 1994, 1998). Esto se confirma, ya que el único registro de estas especies en bahía Concepción es por medio de la identificación de larvas ícticas recolectadas por arrastres de zooplankton por Peguero-Icaza y Sánchez-Velasco (2004).

A pesar de que el 38% de las especies identificadas en el presente estudio son nuevos registros para la bahía, el 64% de éstas presentan rangos de distribución que incluyen bahía Concepción, por lo que fueron especies con alta probabilidad de aparición. Otras 10 especies ampliaron su rango de distribución hacia el interior del golfo, principalmente de bahía de La Paz a bahía Concepción. Las pocas excepciones fueron el pycnogónido *Tanystylum californicum* y el anfipodo *Monocorophium insidiosum* que anteriormente sólo habían sido registrados para las costas sureñas de California (Hendrickx, 2012) y el briozoo *M. membranacea* que fue citado para bahía Las Ánimas a 220 km al norte de bahía Concepción (Pacheco-Ruiz et al., 2007).

Se concluye que la colocación de jaulas flotantes en playa Guadalupe proporciona sustrato disponible para el asentamiento de gran variedad de especies, por lo que se le puede considerar similar a un arrecife artificial no planeado, como lo mencionado por Moura et al. (2004). Debido a que el sustrato natural de playa Guadalupe es arena-arcillosa, una gran parte de las especies citadas durante el presente estudio no pudieran existir en el sitio sin la estructuras de cultivo, por lo tanto, la fauna reclutada en los módulos pudo llegar vía dispersión larvaria en la columna de agua. Esta hipótesis explicaría la colonización de nuevos sitios lejanos de su punto de origen (Osman, 1978; Steinberg et al., 2002; Levin, 2006; Qian et al., 2007; Sahu et al., 2013), tal fue el caso de las especies que se consideran exóticas o invasoras en México (*M. insidiosum*, *Erichthonius brailiensis*, *Podocerus brasiliensis*, *H. diramphus* y *B. neritina*) (Okolodkov et al., 2007; Pérez-Schultheiss, 2009; Winfield et al., 2011; Hendrickx, 2012; Villalobos-Guerrero et al., 2012).

Agradecimientos

Agradecemos a Martín Camacho por su apoyo en el trabajo de campo, al personal del Centro Regional de Investigación Pesquera de La Paz por facilitarnos sus instalaciones en playa Guadalupe, así como a la Universidad Autónoma de Baja California Sur por las facilidades otorgadas para el desarrollo del presente proyecto.

Literatura citada

- Arreola-Hernández, J. F. 1997. Aspectos reproductivos de *Dosinia ponderosa*, Gray 1838 (Bivalvia: Veneridae) en Punta Arenas, bahía Concepción, Baja California Sur, México. Tesis, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional. La Paz. 85 p.
- Arzola-González, J. F., L. M. Flores-Campaña y A. Vázquez-Cervantes. 2010. Crustáceos decápodos intermareales de las islas de la costa de Sinaloa, México. Universidad y Ciencia

- 26:179-19.
- Balakrishnan, N., K. Dharmaraj, P. K. Abdul, M. Arunachalam y K. Krishna. 1984. Ecology of biofouling on *Crassostrea madrasensis* (Preston) (Mollusca: Bivalvia) in a tropical backwater. *Proceedings of the Indian Academy of Science* 93:419-430.
- Baqueiro, C. E., J. A. Massó y A. Vélez. 1983. Crecimiento y reproducción de una población de caracol chino *Hexaplex erythrostomus* (Swainson, 1831), de bahía Concepción, Baja California Sur, México. *Ciencia Pesquera* 4:19-31.
- Baqueiro, C. E. y D. Aldana. 2000. A review of reproductive patterns of bivalve mollusks from Mexico. *Bulletin of Marine Science* 66:13-27.
- Barnard, F. L. 1979. Littoral gammaridean Amphipoda from the gulf of California and the Galapagos Islands. *Smithsonian Contributions to Zoology* 271:1-160.
- Bastida-Zavala, J. R. 1993. Taxonomía y composición biogeográfica de los poliquetos (Annelida: Polychaeta) de la bahía de La Paz, Baja California Sur, México. *Revista de Investigación Científica* 4:11-39.
- Bergqvist, J. y S. Gunnarsson. 2013. Finfish aquaculture: animal welfare, the environment, and ethical implications. *Journal of Agricultural and Environmental Ethics* 26:75-99.
- Boaventura, D., A. Moura, F. Leitao, S. Calvalho, J. Cúrdia, P. Pereira, L. Cancela da Fonseca, M. Neves y C. Costa. 2006. Macrobenthic colonization of artificial reefs 51 on the southern coast of Portugal (Ancao, Algarve). *Hydrobiologia* 555:335-343.
- Bojórquez-Verastica, G. 1997. Reclutamiento, crecimiento y supervivencia de *Argopecten circularis* (Sowerby, 1835), *Argopecten ventricosus* (Sowerby II, 1842), en bahía Concepción, Baja California Sur, México. Tesis, Departamento de Biología Marina, Universidad Autónoma de Baja California Sur. La Paz. 81 p.
- Bram, J. B., H. M. Page y J. E. Dugan. 2005. Spatial and temporal variability in early successional patterns of an invertebrate assemblage at an offshore oil platform. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 317:223-237.
- Brown, K. M. y D. C. Swearingen. 1998. Effects of seasonality, length of immersion, locality and predation on an intertidal fouling assemblage in the Northern gulf of Mexico. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 225:107-121.
- Brusca, R. C. 1980. Common intertidal invertebrates of the Gulf of California. University of Arizona Press, Tucson. 513 p.
- Brusca, R. C. 2005a. Porifera. In A distributional checklist of the macrofauna of the gulf of California, Mexico, Part I: Invertebrates, M. E. Hendrickx, R. C. Brusca y L. T. Findley (eds.). Arizona-Sonora Desert Museum, Tucson. p. 23-35.
- Brusca, R. C. 2005b. Echiura. In A distributional checklist of the macrofauna of the gulf of California, Mexico, Part I: Invertebrates. M. E. Hendrickx, R. C. Brusca y L. T. Findley (eds.). Arizona-Sonora Desert Museum, Tucson. p. 50-52.
- Caines, S. y P. Gagnon. 2012. Population dynamics of the invasive bryozoan *Membranipora membranacea* along a 450-km latitudinal range in the subarctic northwestern Atlantic. *Marine Biology* 159:1817-1832.
- Calderón-Parra, P. M. 2004. Ictiofauna asociada a dispositivos agregadores de peces dentro de la bahía de La Paz, Baja California Sur, México. Tesis, Departamento de Biología Marina, Universidad Autónoma de Baja California Sur. La Paz. 78 p.
- Cao, S., J. D. Wang, H. S. Chen y D. R. Chen. 2011. Progress of marine biofouling and antifouling technologies. *Chinese Science Bulletin* 56:598-612.
- Castro, J. L., A. Tripp y B. Anguas. 1992. Crecimiento de la almeja chocolate *Megapitaria squalida* (Sowerby, 1835) en bahía Concepción, Baja California Sur, México. *Investigaciones Marinas* 7:1-7.
- Castro-Hernández, J. J., J. J. Hernández-López, Y. Pérez-González, A. T. Santana-Ortega, D. Castro-Arbelo, A. Betancor-Alvarado y M. A. Hernández. 2007. Seguimiento científico de los sistemas de arrecifes artificiales ubicados en el litoral de las islas de Lanzarote, Fuerteventura, Gran Canaria y La Palma. Consejería de agricultura, ganadería, pesca y alimentación, Departamento de Biología, Universidad de las Palmas de Gran Canarias. Las Palmas, Gran Canaria. 16 p.
- Ceballos-Vázquez, B. P., M. Arellano-Martínez, F. Y. García-Domínguez y M. Villalejo-Fuerte. 2000. Reproductive cycle of the rugose pen shell, *Pinna rugosa* (Sowerby, 1835) (Mollusca: Bivalvia) from bahía Concepción, gulf of California and its relation to temperature and photoperiod. *Journal of Shellfish Research* 19:95-99.
- Celis-Villalba, A. 2004. Taxonomía y patrones de distribución de los cirripedios (Crustacea: Cirripedia: Thoracica) sublitorales de la parte sur del golfo de México. Tesis, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 151 p.
- Cho, J. Y. 2013. Antifouling chromanols isolated from brown alga *Sargassum horneri*. *Journal of Applied Phycology* 25:299-309.
- Cottee, S. Y. y P. Petersan. 2009. Animal welfare and organic aquaculture in open systems. *Journal of Agricultural and Environmental Ethics* 22:437-461.
- Crossman, J. S. y J. Cairns Jr. 1974. A comparative study between two different artificial substrate samplers and regular sampling techniques. *Hydrobiologia* 44:517-522.
- David, C. P. C., Y. Y. Sta. María, F. P. Siringan, J. M. Reotita, P. B. Zamora, C. L. Villanoy, E. Z. Sombrito y R. V. Azanza. 2009. Coastal pollution due to increasing nutrient flux in aquaculture sites. *Environmental Geology* 58:447-454.
- Dickinson, M. G. 1958. Sponges of the Gulf of California. Allan Hancock Foundation Publications, Allan Hancock Pacific Expeditions 11:1-252.
- Diosdado-Anaya, J. A. 2006. Revisión taxonómica de policládidos (Platyhelminthes: Turbellaria) de la bahía de La Paz, Baja California Sur, México. Tesis, Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. La Paz. 97 p.
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations). 2012. El estado mundial de la pesca y la acuicultura. Departamento de Pesca y Acuicultura, Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura.

- Roma, Italia. 251 p.
- Félix-Pico, E. F., A. Tripp-Quezada y B. Singh-Cabanillas. 1989. Antecedentes en el cultivo de *Argopecten circularis* (Sowerby), en Baja California Sur, México. *Investigaciones Marinas* 4:73-92.
- Félix-Pico, E. F., A. Tripp-Quezada, J. L. Castro-Ortiz, G. Serrano-Casillas, P. G. González-Ramírez, M. Villalejo-Fuerte, R. Palomares-García, F. A. García-Domínguez, M. Mazón-Suástegui, G. Bojórquez-Verástica y G. López-García. 1997. Repopulation and culture of the Pacific calico scallops in bahía Concepción, Baja California Sur, Mexico. *Aquaculture International* 5:551-563.
- Félix-Pico, E. F. 2006. Mexico. In *Scallops: biology, ecology and aquaculture*, S. E. Shumway y J. Parsons (eds.). Elsevier Science, Amsterdam. p. 1337-1367.
- García-Madrigal, M. S. 2007. Annotated checklist of the amphipods (Peracarida: Amphipoda) from the tropical eastern Pacific. *Contributions to the Study of East Pacific Crustaceans* 4:63-195.
- Gorrostieta-Hurtado, E. 1997. Ciclo gonádico de *Arca pacifica* (Sowerby, 1833) y de *Cardita affinis* Sowerby, 1833 (Mollusca: Bivalvia) en Punta Arenas, bahía Concepción, Baja California Sur, México. Tesis, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional. La Paz. 85 p.
- Heindl, H., V. Thiel, J. Wiese y J. F. Imhoff. 2012. Bacterial isolates from the bryozoan *Membranipora membranacea*: influence of culture media on isolation and antimicrobial activity. *International microbiology* 15:17-32.
- Hendrickx, M. E. 1995. Checklist of brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda) from the eastern tropical Pacific. *Bulletin de l'Institut des Sciences naturelles de Belgique, Biologie* 65:125-150.
- Hendrickx, M. E., R. C. Brusca y L. T. Findley. 2005. A distributional checklist of the macrofauna of the gulf of California, Mexico. Part I. Invertebrates. Arizona-Sonora Desert Museum and Conservation International. Tucson. 429 p.
- Hendrickx, M. E. 2012. Crustacea. In *Invertebrados marinos exóticos en el Pacífico mexicano*, A. M. Low-Pfeng y E. M. Peters-Recagno (eds.). Instituto Nacional de Ecología. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México, D. F. p. 9-24.
- Hinojosa-Arango, G. y R. Riosmena-Rodríguez. 2004. Influence of rhodolith-forming species and growth-forming on associated fauna of rhodolith beds in the central-west gulf of California, Mexico. *Marine Ecology* 25:109-127.
- Huang, J. R., W. T. Lin, R. Huang, C. Y. Lin y J. K. Wu. 2010. Marine biofouling inhibition by polyurethane conductive coatings used for fishing net. *Journal of Coatings Technology and Research* 7:111-117.
- Inclán, R. 1986. Análisis de la comunidad incrustante en las balsas para el cultivo del ostión japonés *Crassostrea gigas* (Thunberg) en bahía San Quintín, Baja California, México. Tesis, Departamento de Ecología Marina, Centro de Investigación Científica y de Estudios Superiores de Ensenada. Ensenada. 107 p.
- Keen, A. M. 1971. Sea shells of tropical west America: marine mollusk from Baja California to Peru. Stanford University Press, Stanford, California. 1064 p.
- Kerstitch, A. y H. Bertsch. 2007. Sea of Cortez Marine Invertebrates: a guide for the Pacific Coast, Mexico to Peru. Sea Challengers, Monterey, California. 124 p.
- Khalaman, V. V. 2001. Succession of fouling communities on an artificial substrate of a mussel culture in the White Sea. *Russian Journal of Marine Biology* 27:345-352.
- Kravtsova, L. S., I. V. Weinberg, I. V. Khanaev, D. Y. Sherbakov, S. V. Semovsky, F. V. Adov, N. A. Rozhkova, G. V. Pomazkina, N. G. Shevelyova y I. A. Kaygorodova. 2006. The formation of a fouling community on artificial substrate in Lake Baikal. *Hydrobiologia* 568:51-55.
- Lam, N. W. Y., R. Huang y B. K. K. Chan. 2009. Variations in intertidal assemblages and zonation patterns between vertical artificial seawalls and natural rocky shores: a case study from Victoria Harbor, Hong Kong. *Zoological Studies* 48:184-195.
- Lango, F., M. Castañeda-Chávez, J. E. Zamora-Castro, G. Hernández-Zárate, M. A. Ramírez-Barragán y E. Solís-Morán. 2012. La acuariofilia de especies ornamentales marinas: un mercado de retos y oportunidades. *Latin American Journal of Aquatic Research* 40:12-21.
- LeBlanc, A., T. Landry y G. Miron. 2002. Fouling organisms in a mussel cultivation bay: their effect on nutrient uptake and release. *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences* 2431:1-16.
- Lee, H. J., D. G. Han, S. H. Lee, J. W. Yoo, S. H. Baek y E. K. Lee. 1998. On-line monitoring and quantitative analysis of biofouling in low-velocity cooling water system. *Korean Journal of Chemical Engineering* 15:71-77.
- León, C. G., M. A. Reinecker y N. Cesenae. 1991. Abundancia y estructura poblacional de los bancos de almeja catarina *Argopecten circularis* (Sowerby, 1835) durante abril de 1988, en bahía Concepción, Baja California Sur, México. *Ciencia Pesquera* 8:35-40.
- Levin, L. A. 2006. Recent progress in understanding larval dispersal: new directions and digressions. *Integrative and Comparative Biology* 46:282-297.
- Magurran, A. E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press, Princeton. 179 p.
- Mandal, S. y S. N. Harkantra. 2013. Changes in the soft-bottom macrobenthic diversity and community structure from the ports of Mumbai, India. *Environmental Monitoring Assessment* 185:653-672.
- Mannino, A. M. y G. Sara. 2008. Effects of fish-farm biodeposition on periphyton assemblages on artificial substrate in the southern Tyrrhenian Sea (Gulf of Castellammare, Sicily). *Aquatic Ecology* 42:575-581.
- Marchini, A., R. Sconfietti y T. Krapp-Schickel. 2007. Role of the artificial structures on biodiversity: the case of arthropod fauna in the North Adriatic lagoons. *Studi Trentini di Scienze Naturali, Acta Biologica* 83:27-31.
- Martínez, A. y I. Garate. 1994. Cantidad y calidad de la materia

- orgánica particulada en bahía Concepción, en la temporada de reproducción de la almeja catarina *Argopecten circularis* (Sowerby, 1835). Ciencias Marinas 20:301-320.
- Mazouni, N., J. C. Gaertner y J. M. Deslous-Paoli. 2001. Composition of biofouling communities on suspended oyster cultures: an *in situ* study of their interactions with the water column. Marine Ecology Progress Series 214:93-102.
- Medina-Rosas, P., J. D. Carriquiry y A. L. Cupul-Magaña. 2005. Reclutamiento de *Porites* (Scleractinia) sobre sustrato artificial en arrecifes afectados por El Niño 1997-98 en bahía de Banderas, Pacífico mexicano. Ciencias Marinas 31:103-109.
- Mercado-Ortiz, R. 2009. Determinación de un sitio para el cultivo del pargo lunarejo (*Lutjanus guttatus*) en jaulas flotantes en bahía Concepción Baja California Sur, México. Tesis, Departamento de Biología Marina, Universidad Autónoma de Baja California Sur. La Paz. 132 p.
- Monteforte, M. 2003. Aprovechamiento racional de las ostras perleras (*Pinctada mazatlanica* y *Pteria sterna*) en bahía de La Paz, Baja California Sur, México: cultivo, repoblamiento y perlicultura. Informe final del proyecto Q008, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. La Paz. 156 p.
- Moura, A., D. Boaventura, J. Cúrdia, S. Carvalho, P. Pereira, L. Cancela da Fonseca, F. M. Leitao, M. N. Santos y C. C. Monteiro. 2004. Benthic succession on an artificial reef in the south of Portugal-Preliminary results. Revista de Biología (Lisboa) 22:169-181.
- Nagabhushanam, R. y M. F. Thompson. 1998. Fouling organisms of the Indian ocean: biofouling and control technology. Aquatic Ecology 32:367-373.
- Núñez, P., C. Lodeiros, V. Acosta y I. Castillo. 2006. Captación de semilla de moluscos bivalvos en diferentes sustratos artificiales en la Ensenada de Turpialito, golfo de Cariaco, Venezuela. Zootecnia Tropical 24:483-496.
- Okolodkov, Y. B., R. Bastida-Zavala, A. L. Ibáñez, J. W. Chapman, E. Suárez-Morales, F. Pedroche y F. J. Gutiérrez-Mendieta. 2007. Especies acuáticas no indígenas en México. Ciencia y Mar 32:29-67.
- Osman, R. W. 1978. The influence of seasonality and stability on the species equilibrium. Ecology 59:383-399.
- Pacheco-Ruiz, I., J. A. Zertuche-González, J. Espinoza-Ávalos, R. Riosmena-Rodríguez, L. Galindo-Bect, A. Gálvez-Télles, A. E. Meling-López y J. Orduña-Rojas. 2007. Macroalgas. In Bahía de Los Ángeles: recursos naturales y comunidad, línea base, G. D. Danemann y E. Ezcurra (eds.). Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México, D. F. p. 181-200.
- Page, H. M., J. E. Dugan, C. S. Culver y J. C. Hoesterey. 2006. Exotic invertebrate species on offshore oil platforms. Marine Ecology Progress Series 325:101-107.
- Peguero-Icaza, M. y L. Sánchez-Velasco. 2004. Spatial distribution of fish larvae in a bay of the gulf of California (June and November 1997). Pacific Science 58:567-578.
- Pérez-Schultheiss, J. 2009. Nuevos registros de anfipodos corofídeos (Crustacea: Amphipoda: Corophiidea) en el sur de Chile, con comentarios acerca de la invasión de especies exóticas marinas. Boletín de Biodiversidad de Chile 1:24-30.
- Perkol-Finkel, S. e Y. Benayahu. 2005. Recruitment of benthic organisms onto a planned artificial reef: shifts in community structure one decade post-deployment. Marine Environmental Research 59:79-99.
- Perkol-Finkel, S., N. Shashar e Y. Benayahu. 2006. Can artificial reefs mimic natural reef communities? The roles of structural features and age. Marine Environmental Research 61:121-135.
- Piña-Espallargas, R. 2004. La pesquería de especies marinas con fines de ornato en México: el parque marino de Loreto, Baja California Sur, México, como estudio de caso. Tesis, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional. La Paz. 103 p.
- Piscart, C., J. C. Moreteau y J. N. Beisel. 2006. Monitoring changes in freshwater macroinvertebrate communities along a salinity gradient using artificial substrates. Environmental Monitoring and Assessment 116:529-542.
- Pit, J. H. y P. C. Southgate. 2003. Fouling and predation; how do they affect growth and survival of the blacklip pearl oyster, *Pinctada margaritifera*, during nursery culture? Aquaculture International 11:545-555.
- Qian, P. Y., S. C. K. Lau, H. U. Dahms, S. Dobretsov y T. Harder. 2007. Marine biofilms as mediators of colonization by marine macroorganisms: implications for antifouling and aquaculture. Marine Biotechnology 9:399-410.
- Rajagopal, S., K. V. K. Nair, G. Van Der Velde y H. A. Jenner. 1997. Seasonal settlement and succession of fouling communities in Kalpakkam, east coast of India. Netherlands Journal of Aquatic Ecology 30:309-325.
- Ramírez-Guillén, P. A. 1983. Sistemática, ecología y biogeografía de los crustáceos decápodos anomuros de bahía Concepción, Baja California Sur, México. Tesis, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León. Monterrey. 133 p.
- Ramos, A. y J. Mas. 1995. La protección de los espacios marinos en España: análisis y propuesta de actuación. In Aulas del mar: aula de pesquerías, S. Zamora, B. García, L. Bermudez y C. Bas (eds.). Universidad de Murcia. Murcia, España. p. 173-182.
- Rathbun, M. J. 1930. The Cancroid crabs of America of the families Euryalidae, Portunidae, Atelecyclidae, Cancridae and Xanthidae. Smithsonian Institution Bulletin 152:1-609.
- Ríos, R. 1992. Camarones carideos del golfo de California VI. Alpheidae del estuario de Mulegé y de bahía Concepción, Baja California Sur, México (Crustacea: Caridea). Proceedings of the San Diego Society of Natural History 14:1-13.
- Rodríguez-Romero, J., L. A. Abitia-Cárdenas, J. de la Cruz-Agüero y F. Galván-Magaña. 1992. Lista sistemática de los peces marinos de bahía Concepción, Baja California Sur, México. Ciencias Marinas 18:85-95.
- Rodríguez-Romero, J., L. A. Abitia-Cárdenas, F. Galván-Magaña y H. Chávez-Ramos. 1994. Composición, Abundancia y Riqueza específica de la ictiofauna de bahía Concepción,

- Baja California Sur, México. Ciencias Marinas 20:321-350.
- Rodríguez-Romero, J., L. A. Abitia-Cárdenas, F. Galván-Magaña, F. J. Gutiérrez-Sánchez, B. Aguilar-Palomino y J. Arvizu-Martínez. 1997. Ecology of fish communities from the soft bottoms of bahía Concepción, Mexico. Archive of Fishery and Marine Research 46:61-76.
- Rosenhahn, A., T. Ederth y M. E. Pettitt. 2008. Advanced nanostructures for the control of biofouling: the FP6 EU integrated project AMBIO. Biointerphases 3:1-5.
- Rosenhahn, A. y G. H. Sendra. 2012. Surface sensing and settlement strategies of marine biofouling organisms. Biointerphases 7:50-63.
- Rule, M. J. y S. D. A. Smith. 2005. Spatial variation in the recruitment of benthic assemblages to artificial substrata. Marine Ecology Progress Series 290:67-78.
- Rule, M. J. y S. D. A. Smith. 2007. Depth-associated patterns in the development of benthic assemblages on artificial substrata deployed on shallow, subtropical reefs. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 345:38-51.
- Sahu, G., K. K. Satpathy y A. K. Mohanty. 2013. Larval abundance and its relation to macrofouling settlement pattern in the coastal waters of Kalpakkam, southeastern part of India. Environmental Monitoring and Assessment 185:1951-1967.
- Salazar-Vallejo, S. I. 1985. Contribución al conocimiento de poliquetos (Annelida: Polychaeta) de bahía Concepción, Baja California Sur, México. Tesis, Departamento de Ecología Marina, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. Ensenada. 311 p.
- Santamaría, N. A., E. F. Félix-Pico, J. L. Sánchez-Lizaso, J. R. Palomares-García y M. Mazón-Suástegui. 1999. Temporal coincidence of the annual eelgrass *Zostera marina* and juvenile scallops *Argopecten ventricosus* (Sowerby II, 1842) in bahía Concepción, Mexico. Journal of Shellfish Research 18:415-418.
- Sliskovic, M., G. Jelic-Mrcelic, B. Antolic e I. Anicic. 2011. The fouling of fish farm cage nets as bioindicator of aquaculture pollution in the Adriatic Sea (Croatia). Environmental Monitoring Assessment 173:519-532.
- Smith, S. D. A. y M. J. Rule. 2002. Artificial substrata in a shallow sublittoral habitat: do they adequately represent natural habitats or the local species pool? Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 277:25-41.
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf. 1981. Biometry: the principles and practices of statistics in biological research. Freeman and Company. New York, New York. 859 p.
- Solis-Marín, F. A., J. A. Arriaga-Ochoa, A. Laguarda-Figueras, S. C. Frontana-Urbe y A. Durán-González. 2009. Holoturoideos (Equinodermata: Holothuroidea) del golfo de California. Comisión Nacional para el Conocimiento y el Uso de la Biodiversidad. México, D. F. 177 p.
- Steinberg, P. D., R. De Nys y S. Kjelleberg. 2002. Chemical cues for surface colonization. Journal of Chemical Ecology 28:1935-1951.
- Thiyagarajan, V., T. Harder y P. Y. Qian. 2003. Combined effect of temperature and salinity on larval development and attachment of the subtidal barnacle *Balanus trigonus* Darwin. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 287:223-236.
- Vázquez-Maldonado, L. E. 1994. Estudio taxonómico y distribución de las esponjas del Pacífico mexicano de los estados de Nayarit, Michoacán y Guerrero, México. Tesis, Departamento de Biología Marina, Universidad Autónoma de Baja California Sur. La Paz. 172 p.
- Villalejo-Fuerte, M. y R. I. Ochoa. 1993. El ciclo reproductivo de la almeja catarina, *Argopecten circularis* (Sowerby, 1835), en relación con la temperatura y fotoperiodo, en bahía Concepción, Baja California Sur, México. Ciencias Marinas 19:181-202.
- Villalejo-Fuerte, M., F. Y. García-Domínguez y R. I. Ochoa-Báez. 1995. Reproductive cycle of *Glycymeris gigantea* (Reeve, 1843) (Bivalvia: Glycymeridae) in bahía Concepción, Baja California Sur, Mexico. The Veliger 38:126-132.
- Villalejo-Fuerte, M., G. García-Melgar, R. Ochoa-Báez y A. García-Gasca. 1996a. Ciclo reproductivo de *Megapitaria squalida* (Sowerby, 1835) (Bivalvia: Veneridae) en bahía Concepción, Baja California Sur, México. Boletín Científico de Santa Fe de Bogotá 4:29-39.
- Villalejo-Fuerte, M., B. P. Ceballos-Vázquez y F. García-Domínguez. 1996b. Reproductive cycle of *Laevicardium elatum* (Sowerby, 1883) (Bivalvia: Cardiidae) in bahía Concepción, Baja California Sur, Mexico. Journal of Shellfish Research 15:741-745.
- Villalejo-Fuerte, M. y M. S. Muñetón-Gómez. 2002. Tópicos sobre la biología de la almeja burra *Spondylus calcifer* (Carpenter, 1857). Hidrobiológica 12:79-87.
- Villalobos, J. L., J. C. Nates, A. C. Díaz, M. D. Valle, P. Flores, E. Lira y P. Schmidtsdorf. 1989. Listados faunísticos de México: I. Crustáceos estomatópodos y decápodos intermareales de las islas del golfo de California, México. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 114 p.
- Villalobos-Guerrero, T. F., B. Yáñez-Rivera y M. A. Tovar-Hernández. 2012. Polychaeta. In Invertebrados marinos exóticos en el Pacífico mexicano, A. M. Low-Pfeng y E. M. Peters-Recagno (eds.). Instituto Nacional de Ecología. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México, D. F. p. 45-66.
- Vita, R., A. Marín, J. A. Madrid, B. Jiménez-Brinquis, A. César y L. Marín-Guirao. 2002. Impacto ambiental de la acuicultura en el bentos marino: experimentos de exclusión-inclusión. Boletín Instituto Español de Oceanografía 18:75-86.
- Wicksten, M. K. 1996. Decapod crustaceans and pycnogonids of Rocas Alijos. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 285-293 p.
- Winfield, I., L. G. Abarca-Arenas y S. Cházaro-Olivera. 2007. Crustacean macrofoulers in the Veracruz coral reef system, SW Gulf of Mexico: checklist, spatial distribution and diversity. Cahiers de Biologie Marine 48:287-295.
- Winfield, I., S. Cházaro-Olivera, G. Horta-Puga, M. A. Lozano-Aburto y V. Arenas-Fuentes. 2010. Macrocrustáceos

- incrustantes en el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano: biodiversidad, abundancia y distribución. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80:165-175.
- Winfield, I., S. Cházaro-Olvera, M. Ortiz y U. Palomo-Aguayo. 2011. Lista actualizada de las especies de anfipodos (Peracarida: Gammaridea y Corophiidea) marinos invasores en México. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 46:349-361.
- Woods, C. M. C., O. Floerl y B. J. Hayden. 2012. Biofouling on Greenshell™ mussel (*Perna canaliculus*) farms: a preliminary assessment and potential implications for sustainable aquaculture practices. *Aquaculture International* 20:537-557.
- Wright, H. 1997. Ecología de la captación de la semilla de madreperla *Pinctada mazatlanica* y concha nácar *Pteria sterna* (Bivalvia: Pteriidae), en la isla Gaviota, bahía de La Paz, Baja California Sur, México. Tesis, Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. La Paz. 138 p.
- Young, P. S. y A. Ross. 2000. Cirripedia. In Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento, Volumen II, J. Llorente, E. González y N. Papavero (eds.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D. F. p. 213-238.
- Zayas-Álvarez, J. A. 2005. Análisis temporal de la estructura comunitaria de los peces crípticos asociados a un arrecife artificial en Punta Diablo, bahía de La Paz, Baja California Sur, México. Tesis, Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. La Paz. 87 p.

Apéndice 1. Abundancia por temporadas de la fauna registrada en sustratos artificiales suspendidos en playa Guadalupe, bahía Concepción, Baja California Sur, México.

Especie	Abundancia por temporada	
	fría	cálida
Porífera		
<i>Leucetta losangelensis</i> (de Laubenfels, 1930)	0	1
Platyhelminthes		
<i>Hylocelis</i> cf. <i>californica</i> (Heath y McGregor, 1912)	0	1
<i>Notocomplana saxicola</i> (Heath y McGregor, 1912)	0	2
Echiura		
<i>Ochetostoma edax</i> Fisher, 1946	0	3
Annelida		
<i>Lepidonotus hupferi</i> Augener, 1918	27	21
<i>Hesione intertexta</i> Grube, 1878	0	33
<i>Neanthes succinea</i> (Frey y Leuckart, 1847)	409	34
<i>Sabellastarte indica</i> (Savigny, 1818)	0	692
<i>Hydroides diramphus</i> Mörch, 1863	1	66
Arthropoda		
<i>Tanystylum californicum</i> Hilton, 1939	15	432
<i>Balanus trigonus</i> Darwin, 1854	15 807	2 831
<i>Lepas</i> sp.	10	0
<i>Sicyonia disparri</i> (Burkenroad, 1934)	1	2
<i>Hippolyte williamsi</i> Schmitt, 1924	4	90
<i>Hippolyte californiensis</i> Holmes, 1895	0	2
<i>Lysmata californica</i> Stimpson, 1866	0	4
<i>Thor algalicola</i> Wicksten, 1987	0	6
<i>Alpheus leviusculus</i> Dana, 1852	0	1
<i>Synalpheus biunguiculatus</i> (Stimpson, 1860)	0	1
<i>Gnathophyllum panamense</i> Faxon, 1893	0	1
<i>Palaemon ritteri</i> Holmes, 1895	0	3
<i>Palaemonella holmesi</i> (Nobili, 1907)	2	109
<i>Periclimenes infraspinis</i> (Rathbun, 1902)	0	10
<i>Cronius ruber</i> (Lamarck, 1818)	2	0
<i>Callinectes bellicosus</i> (Stimpson, 1859)	0	8
<i>Portunus</i> (<i>Portunus</i>) <i>xantusii</i> (Stimpson, 1860)	7	13
<i>Podochela latimanus</i> (Rathbun, 1983)	0	75

<i>Stenorhynchus debilis</i> (Smith, 1871)	1	2
<i>Epialtus minimus</i> Lockington, 1877	0	1
<i>Herbstia</i> sp.	1	10
<i>Panopeus purpuratus</i> Lockington, 1877	0	1
<i>Cataleptodius occidentalis</i> (Stimpson, 1871)	14	62
<i>Pilumnus townsendi</i> Rathbun, 1923	0	26
<i>Moreiradromia sarraurei</i> (Rathbun, 1910)	7	0
<i>Petrolisthes</i> sp.	0	1
<i>Ampithoe plumulosa</i> Shoemaker, 1938	250	825
<i>Laticorophium baconi</i> (Shoemaker, 1934)	12	1
<i>Monocorophium insidiosum</i> (Crawford, 1937)	11	69
<i>Erichthonius brasiliensis</i> (Dana, 1853)	1 755	1 269
<i>Elasmopus bampo</i> Barnard, 1979	6	155
<i>Melita sulca</i> (Stout, 1913)	3	0
<i>Podocerus brasiliensis</i> (Dana, 1853)	50	104
<i>Stenothoe</i> sp.	10	231
<i>Caprella mendax</i> Mayer, 1903	58	0
<i>Caprella</i> sp.	147	64
<i>Leptochelia</i> sp.	0	1
<i>Paracerceis</i> sp.	1	0
Mollusca		
<i>Chione (Chionopsis) gnidia</i> (Broderip y Sowerby, 1829)	0	1
<i>Anomia peruviana</i> D'Orbigny, 1846	34 772	186 299
<i>Argopecten ventricosus</i> (Sowerby II, 1842)	8 441	1 602
<i>Spondylus limbatus</i> (Soweby II, 1847)	0	4
<i>Arca pacifica</i> Sowerby, 1833	0	4
<i>Anadara tuberculosa</i> (Sowerby I, 1833)	1	712
<i>Glycymeris gigantea</i> (Reeve, 1843)	44	24
<i>Pteria sterna</i> Gould, 1851	461	9
<i>Pinctada mazatlanica</i> (Hanley, 1856)	2	370
<i>Pinna rugosa</i> Sowerby, 1835	6	133
<i>Engina</i> cf. <i>maura</i> (Sowerby, 1832)	0	9
<i>Mitrella caulerpae</i> Keen, 1971	0	7
<i>Crucibulum (Crucibulum) monticulus</i> Berry, 1969	0	1
<i>Couthouyella menesthoides</i> (Carpenter, 1864)	67	455
Ectoprocta	11 2	0 0
<i>Bugula neritina</i> (Linnaeus, 1756)		
<i>Membranipora membranacea</i> (Linnaeus, 1767)		
Echinodermata		
<i>Eucidaris thouarsii</i> (Valenciennes, 1842)	2	1
<i>Holothuria (Lessonothuria) pardalis</i> Selenka, 1867	0	23
<i>Ophiactis simplex</i> (Le Conte, 1851)	0	122
<i>Ophiothrix spiculata</i> Le Conte, 1851	0	5
Chordata		
<i>Abudefduf troschelli</i> (Gill, 1862)	0	133
<i>Hypsoblennius gentilis</i> (Gerard, 1854)	246	94
<i>Labrisomus xanti</i> Gill, 1860	1	2
<i>Caranx caballus</i> Günther, 1868	3	0
<i>Gnathonodon speciosus</i> (Forsskal, 1775)	0	1
<i>Lutjanus argentiventris</i> (Peters, 1869)	0	1
<i>Balistes polylepis</i> Steindachner, 1876	0	1



Geographic variation in *Incilius occidentalis* (Anura: Bufonidae), an endemic toad from Mexico, with a redescription of the species and delimitation of the type locality

Variación geográfica en *Incilius occidentalis* (Anura: Bufonidae), un sapo endémico de México, con una redescrición de la especie y delimitación de la localidad tipo

Georgina Santos-Barrera[✉]

Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Circuito Exterior s/n, Ciudad Universitaria, 04510 México, D. F., Mexico.

✉ gsantos@ecologia.unam.mx

Abstract. A taxonomic revision of the populations referable to the wide ranging species *Incilius occidentalis* was conducted based on 10 morphometric variables and other external morphological traits. Thirty three populations were geographically defined from more than 220 locality records of the species. A brief summary of the nomenclatural history of this species is presented and the external morphological variation is analyzed. *Incilius occidentalis* is here redescribed on the basis of comparisons with the 3 specimens housed at the Old Collection of the Torino Museum, and over 850 specimens held at several herpetological collections. Statistical analysis using principal components analysis (PCA) demonstrated that SVL concentrates the main part of the variance observed in these populations. No distinguishable populations were detected on the basis of morphometric differences using the Tukey HSD analysis. Body proportions are fairly similar between the 33 populations defined, suggesting the idea that the typical body shape of the bufonid genera is also perceived in this species. The species *I. occidentalis* is fully redescribed, 1 lectotype and 2 paralectotypes are designated. The geographic range of this species is accurately defined and the type locality is restricted to the City of Guanajuato, and surroundings, Mexico.

Key words: amphibiofauna, morphometrics, taxonomy.

Resumen. En este trabajo se revisó la variación geográfica en la morfometría de las poblaciones que conforman la especie *Incilius occidentalis*, que se distribuye ampliamente en el noroeste y centro de México; se presenta además una revisión de la historia nomenclatural de esta especie. Para analizar la variación morfométrica se definieron 33 poblaciones provenientes de más de 220 localidades, midiéndose diez variables morfométricas estandar y otras de morfología externa en ejemplares adultos. El análisis de componentes principales (ACP) muestra que la variación observada se concentra en la variable LHC, sin embargo, la prueba de Tukey-HSD para analizar diferencias interpopulacionales mostró que no existen poblaciones morfométricamente distinguibles dentro de esta especie. La forma y el tamaño del cuerpo son similares entre las poblaciones, lo que sugiere la idea de que la forma típica que define a los bufónidos puede confirmarse en esta especie. *I. occidentalis* se redescrive mediante la comparación de los 3 ejemplares tipo depositados en la Colección Antigua de la Universidad de Turín, Italia y más de 850 ejemplares depositados en diferentes colecciones herpetológicas. Se designan un lectotipo y 2 paralectotipos, y se define la distribución geográfica de esta especie, restringiendo la localidad tipo en la ciudad de Guanajuato y alrededores.

Palabras clave: anfibiofauna, morfometría, taxonomía.

Introduction

The pine toad, *Incilius occidentalis* is a widespread endemic species from Mexico. It has been reported from more than 220 localities from west-central Durango to the south reaching the Isthmus of Tehuantepec on the Pacific

versant, and from the Atlantic Versant of San Luis Potosi to the south reaching central Veracruz and eastern Oaxaca (Fig. 1). Although the species is commonly known as the pine toad, it can be found in a wide variety of habitats and microhabitats, such as oak and pine-oak forests, scrublands, arid and semi-arid areas and even cloud forest, at elevations from 150 to 2 600 m. Basic data from the first collections of this toad are unclear, however it can be speculated (from the collector's notes F. Craveri) that

Recibido: 19 septiembre 2013; aceptado: 22 enero 2014

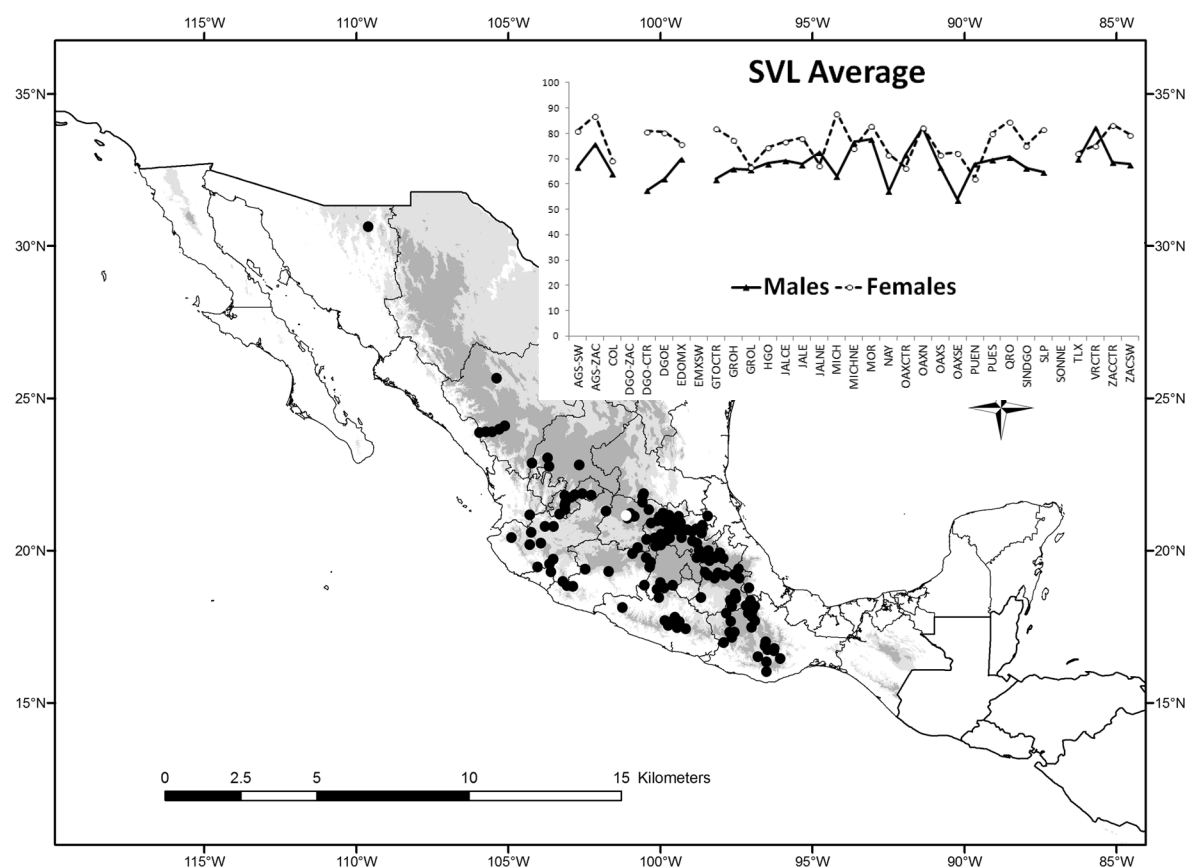


Figure 1. Geographic location and sampling of the 33 populations of *Incilius occidentalis* examined in this study. Numbers refer to populations described in Appendix 1. Snout-vent length average (SVL) for males (black triangles) and females (white circles) can be seen in inset chart.

the 3 specimens in the type series were collected around mid XIX Century. These individuals are housed in the Old Collection of the Torino Museum in Italy. Being a wide ranging species, as well as an ecological generalist, a revision of the taxonomic situation of *I. occidentalis* was needed. The first approach to the taxonomic study of this species was the review of the nomenclatural history, and secondly the analysis of its geographic variation in morphology and morphometry.

Review of the nomenclatural and taxonomic history of Incilius occidentalis. The nomenclatural history of the toad *I. occidentalis* has been poorly discussed although several changes have occurred since its description. In the first half of the XIX century the Italian explorer F. Craveri, collected in Mexico 3 toads which he referred to the genus *Bufo*; he did not record the precise locality or the date of collection. These individuals were donated to the Herpetological Collection of the Torino Museum, Italy (MZUT) and catalogued as *Bufo occidentalis* by De Fillippi (presumably, the collection manager according to

the annotations in the original catalogue). Around 1878, Lorenzo di Camerano, a naturalist present at the Torino Museum (MZUT) studied these 3 toads and referred to them, in print, as *Bufo intermedius* Günther, 1859. He presented a brief description of these individuals; however, he included the name *Bufo occidentalis* as a synonym of *B. intermedius* because he found the name in De Fillipi's annotations at the museum records (Camerano, 1879). For many years afterward, the name was largely ignored, with only occasional records cited from Mexico, all of them assigned to *Bufo intermedius* (e. g. Dugès, 1869). In Kellogg's classic paper on amphibians of Mexico at the United States National Museum (USNM), the name *B. intermedius* was considered a junior synonym of *B. simus* Schmidt, 1857, and consequently *B. occidentalis* became a synonym of *B. simus* (Kellogg, 1932). Kellogg did attempt to examine the 3 specimens from the Torino Museum, with no success; apparently the specimens were misplaced or temporally lost at the time of his visit. Concerning *Bufo simus*, this species was described by O. Schmidt (1857)

from a series of 9 froglets collected by the botanist J. Von Warszewicz at the Chiriqui River, Bocas del Toro, Panamá. The validity of this species was questioned by Firschein (1950) who noted that the type locality and the localities known for *Bufo simus* in Mexico were remote and suggested that both populations should be considered as different taxa. Firschein (1950) also suggested that the collection data of *B. simus* could be erroneous since there was enough evidence that the celebrated collector J. Von Warszewicz was somewhat careless when documenting collection localities (see Savage, 1970 for other examples from reptiles and amphibian collections). On the basis of these uncertainties and the fact that the specimens collected by Warszewicz were juveniles, Firschein (1950) recommended the use of the name *B. occidentalis* Camerano, 1879 for all the specimens collected in México that had been assigned to *B. simus* Schmidt, 1857. Taylor (1951) supposed the rediscovery of this taxon since he examined an adult individual at the Museum of Zoology (UMMZ-58430) from Boquete, Chiriqui River Province, Panamá; he assigned this individual to *Bufo simus*, based on the absence of *ostia pharyngea* and the development of the supratympanic crests. Taylor discern from Firschein's (1950) position to consider *Bufo simus* as a *nomem dubium*. Savage (1972) examined the syntypes of *B. simus* housed at the British and Wien Museums, and noted that there was no morphological relationship between the specimens collected in Central America and those recorded from Mexico. He concluded that probably the syntypes of *B. simus* could represent the juvenile form of an unidentified species from South America. Recently, De la Riva (2004) made comparisons with other *Bufo* species from South America and concluded that *B. simus* is a synonym of *B. spinulosus* (later *Rhinella spinulosa*, Chaparro et al., 2007).

The other taxon related to the *I. occidentalis* history is *Bufo monksiae* Cope, 1879, a species almost never mentioned in the literature (Santos-Barrera, 1995). It was described based on an immature individual donated by Alfredo Dugés who collected the specimen in 1877 in Guanajuato, Mexico. The type specimen (USNM 9896) was examined by Kellogg (1932) who determined that it represented an immature individual of *B. simus* based on the presence of a mid-dorsal line and an interorbital transverse bar. These and other informative features such as the color of dorsal and ventral surfaces as well as the dorsal distribution of skin granules, and cranial crests are impossible to describe because of the poor state of preservation of the type specimen (Santos-Barrera, pers. obs). *Bufo monksiae* probably belongs to a population of *I. occidentalis* from central Mexico. In 2011, a new species was described from the *I. occidentalis* group, this species

inhabits at northwestern Chihuahua and Durango, México and was discovered mainly on the basis of morphological and allozymic evidence (Santos-Barrera and Flores-Villela, 2011; Santos-Barrera et al., in prep.).

From a complete morphological inspection of the 3 specimens of *Incilius occidentalis* at the MZUT and the comparison with the extant populations of toads referable to *Incilius (Bufo) occidentalis*, it is evident that this species represents a complex of cryptic species whose alpha taxonomy is presented here. Previous works mentioned *I. occidentalis* as an inhabitant of most parts of western and central Mexico (Smith and Taylor, 1948). At this time, we know that *I. occidentalis* occurs in several localities at a great variety of habitats from intermediate to high elevations (Fig. 1), and for this reason several individuals of the genus *Incilius* have been erroneously assigned to *I. occidentalis* (Santos-Barrera, 1995). The goals of this study were: 1), to analyze the morphological and morphometric variation among populations of *I. occidentalis* in order to determine if this information can be useful to identify cryptic species; 2), to describe the geographic variation in morphometrics of this species considering the conservative pattern in morphology of toads, and 3), to redescribe the species based on the type series specimens in order to finally define the diagnostic characters that unmistakably lead to the correct identification of specimens and populations representing *I. occidentalis*.

Materials and methods

A total of 470 adult and 371 young individuals of *Incilius (Bufo) occidentalis* from 25 herpetological collections were examined (Appendix 1). According to the geographic location of the records 33 taxonomic populations were defined along the geographic range of the species (Fig. 1, Appendix 2). Ten standard morphometric variables were recorded for each individual in concordance with Mendelson (1998) and Mendelson et al. (2005): SVL (snout to vent length); HL (head length); HW (head width); TL (tibia length); longest diameter of the tympanum (TYMP); eyelid length (EYELID); parotoid length (PAROTOID); inter-orbital distance (IOD), the distance between the inner edge among both eyes; snout-nostril distance (SND), from tip of the snout to the anterior edge of the nostril; and eye-nostril distance (END), from the anterior border of the eye to the posterior edge of the nostril. Measurements were taken using a digital caliper (0.001 mm). All measurements were made by the same person (GSB) and always with the same caliper to avoid errors from different observers and instruments (Hayek et al., 2001). In addition 5 external morphological features were analyzed: 1), dorsal color pattern; 2), ventral color

pattern; 3), shape and distribution of the granulation on the skin; 4), development and arrangement of the cranial crests, and 5), development of webbing of the foot (webbing formulae). Morphological terminology for tubercles on the fingers and toes follows that of Savage and Villa (1986), the webbing formulae is that defined by Savage and Heyer (1967), and Myers and Duellman (1982), and subsequently modified by Savage and Heyer (1997). Description of coloration of body surfaces follows Smith's catalogue of colors (Smith, 1975) (numbers in parenthesis). To test for sexual dimorphism an analysis of variance (ANOVA) was performed previous to start the geographic analysis. Based on these results, sexes were analyzed separately (results not shown). Adult males were defined by external inspection checking for the presence of vocal slits as well as nuptial pads in the first and second fingers, otherwise, a combination of general aspect, body size and lack of males features the individuals were considered as females. For an initial approach to the morphometrics of this species a principal components analyses (PCA) was performed with no transformed variables and based on covariance matrix. The PCA is a tool that standardizes and centralizes data, then the independent variables can be reduced to 1, 2, or more components where variation is concentrated or summarized, this is useful when variables are correlated, as is the case in this study (McKillup, 2012; Rencher, 2002). Scores from the 10 components for each individual were stored in the database and used to check for geographic variation by performing an ANOVA with populations as the independent variable. Only for this analysis, populations with less than 5 samples were excluded, causing the exclusion of 10 male populations (3, 7, 9, 10, 17, 18, 19, 21, 23 and 31) and 8 for females (7, 17, 18, 22, 23, 24, 29 and 30). According to the results of the ANOVA, for the variables where significant differences were revealed, a Tukey HSD test (honestly significant difference) was applied. This test compares each group mean with every other group mean in a pairwise manner, populations differing from the groups designed with a letter can be considered as different (Quinn and Keough, 2003). All statistical analyses were performed with JMP Academic program (V. 10.0.0. Instituto de Ecología, UNAM) and based on the original, non-transformed values of the measurements for the reason that normality distribution of each variable was previously verified with the Shapiro-Wilk test (Tabachnick and Fidell, 1989; data not shown) and because magnitude orders of measurements are at the same rank.

Results

Morphometric analysis. The ANOVA across sexes revealed size differences between adult males and females

in *I. occidentalis* (data not shown). Since all variables resulted significantly different, the statistical analyses were performed for each sex separately. The PCA revealed that variation in morphometrics of *I. occidentalis* is concentrated in 5 variables: SVL, TL, HW, HL, and PAROTOID, although the significance of each variable differs in each sex (Table 1). The first component (PC 1) accounts for 91.4% of the variation in males and 89.6% for females, the variable with the greatest contribution to this component is the SVL with scores of 0.85769 for males and 0.88375 for females, respectively. This is understandable since this variable represents the general body size, then, the second variable becomes more important to define differences between populations, this is TL for males (0.32686) and HW for females (0.27170); the third variable contributing to this component is HW for males (0.27121) and TL for females (0.27139). The fourth contribution is provided by HL for males (0.21591) and females (0.19593), the fifth contribution is the parotoid length with scores of 0.12600 for males, and 0.11558 for females. The rest of the variables have an insignificant contribution in this component (see Table 1). The second component (PC 2) accounts for 3.2 and 3.71 of the variance, in males and females. Scores from PCA indicate that TL and HW are the most important variables in males and females, respectively; however, SVL is negatively correlated with these variables, and in general, the contribution of this component is not comparable with PC 1. A graphic representation of the variables performance can be seen in figure 2. The 2 dimensions plot show the concentration of points, this means that the individuals sampled share a similar body size; longitude and direction of arrows indicate the value of each variable to explain the whole variance, it is evident the great importance of SVL in Component 1 in both sexes, although this variable is more conspicuous in males than in females, the same occurs with the variable TYMP. An interpretation of these results is that females are greater in size but also have a broader head whilst males seem to have a small body size with a small head too, however other variables related with head size as IOD, SND and END have an irrelevant role in the morphometrics of the species; the tympanum, when present, is more conspicuous in males (Fig. 2, see taxonomic comments). Results of the ANOVA across populations using the scores of the PCA show significant differences in the components 1, 3, 4, 6 and 10 in males (see table 2). Regarding females, differences arise in the components 1, 4, and 5 (Table 2). The Tukey HSD test applied to these components indicates that there are no distinguishable populations that can be separated on the basis of morphometric differences nor in males, neither in females (Appendix 3).

During the course of this project, while reviewing all

Table 1. Results of the principal component analysis (PCA) of 10 morphometric variables from 33 populations of *Incilius occidentalis* in Mexico. a), males loadings and cumulative percent of variation; b), males eigenvalues; c), females loadings and cumulative percent of variation, and d), females eigenvalues

a)

Number	Eigenvalue	Percent	Cum Percent	ChiSquare	DF	Prob>ChiSq
1	83.456	91.383	91.388	4381.588	54	0
2	2.9202	3.19760	94.580	771.207	44	1.4431E-133
3	1.742	1.908	96.489	472.863	35	3.83521E-78
4	0.937	1.026	97.516	268.854	27	1.08137E-41
5	0.709	0.777	98.293	185.844	20	6.93995E-29
6	0.606	0.664	98.957	121.856	14	2.72202E-19
7	0.339	0.371	99.329	42.854	9	2.29191E-06
8	0.288	0.315	99.645	22.697	5	0.000385519
9	0.170	0.186	99.831	0.491	2	0.781996311
10	0.153	0.168	100	0	0	

b)

Variable	Prin1	Prin2	Prin3	Prin4	Prin5	Prin6	Prin7	Prin8	Prin9	Prin10
SVL	0.857	-0.510	-0.011	-0.000	-0.016	0.012	0.038	0.003	-0.042	-0.010
HL	0.215	0.321	0.400	-0.486	0.316	-0.563	-0.174	0.060	-0.029	-0.026
HW	0.271	0.483	0.350	-0.208	-0.211	0.605	0.176	-0.284	-0.039	0.029
TL	0.326	0.552	-0.734	0.073	-0.037	-0.137	-0.108	-0.053	0.045	-0.076
TYMP	0.031	0.142	-0.026	0.036	0.080	-0.026	0.660	0.556	-0.453	-0.131
EYELID	0.066	0.063	0.045	0.096	0.283	-0.001	0.439	0.106	0.832	0.058
PAROTOID	0.125	0.202	0.365	0.550	-0.589	-0.354	-0.057	0.140	0.104	-0.013
IOD	0.107	0.157	0.198	0.609	0.640	0.191	-0.245	-0.039	-0.177	-0.110
SND	0.046	0.068	-0.036	0.074	0.070	-0.030	0.014	0.072	-0.125	0.979
END	0.050	0.047	0.007	-0.153	-0.071	0.363	-0.481	0.752	0.192	-0.001

c)

Number	Eigenvalue	Percent	Cum_Percent	ChiSquare	DF	Prob_Chisq
1	131.603	89.587	89.587	3250.287	54	0
2	5.449	3.709	93.296	753.641	44	5.8102E-130
3	4.146	2.822	96.119	548.266	35	1.84544E-93
4	2.062	1.403	97.523	305.024	27	7.24154E-49
5	1.051	0.715	98.239	183.179	20	2.31416E-28
6	0.873	0.594	98.834	147.899	14	1.89116E-24
7	0.712	0.485	99.319	114.217	9	2.03082E-20
8	0.613	0.417	99.736	79.204	5	1.23086E-15
9	0.243	0.165	99.902	9.8307	2	0.007332808
10	0.143	0.098	100	0	0	

d)

Variable	Prin1	Prin2	Prin3	Prin4	Prin5	Prin6	Prin7	Prin8	Prin9	Prin10
SVL	0.883	-0.449	-0.025	-0.099	-0.031	-0.016	-0.047	-0.045	-0.014	0.019
HL	0.195	0.478	0.131	-0.373	-0.723	0.128	0.132	0.120	0.009	-0.061
HW	0.271	0.617	-0.014	-0.333	0.553	-0.194	-0.112	-0.259	-0.095	-0.024
TL	0.271	0.359	0.199	0.822	-0.119	-0.215	-0.097	0.039	-0.029	-0.084
TYMP	0.037	-0.004	0.468	-0.089	0.272	0.346	-0.290	0.641	-0.141	-0.246
EYELID	0.055	0.061	0.361	0.129	0.103	0.681	0.101	-0.456	0.316	0.228
PAROTOID	0.115	0.203	-0.768	0.166	0.041	0.508	-0.147	0.205	0.023	-0.053
IOD	0.101	0.037	-0.021	0.068	0.241	0.030	0.896	0.212	0.043	-0.272
SND	0.045	0.078	0.020	0.040	0.052	0.027	0.186	0.264	-0.423	0.838
END	0.054	0.078	-0.020	-0.058	0.087	-0.234	-0.054	0.371	0.829	0.309

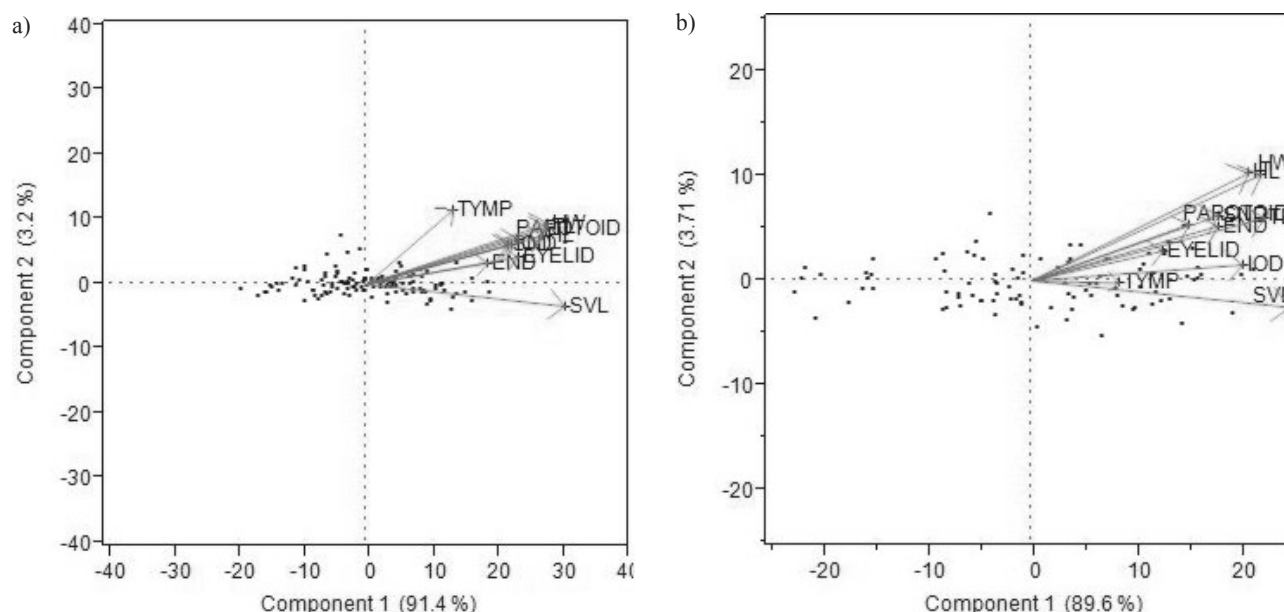


Figura 2. Two dimensions plot representation for 10 morphometric variables resulting from a Principal Component Analysis (PCA) performed in 33 populations of *Incilius occidentalis* in México. Direction and size of arrows indicate the value of each variable to explain the whole variance; A) males plot, B) females plot.

populations referred to *I. occidentalis*, the population from Chihuahua was identified as a new species (Santos-Barrera and Flores-Villela, 2011). Two other populations were identified as different and will be considered later (Santos-Barrera and Flores-Villela, in prep.). The remaining populations share the same morphological external design; all these populations are recognized as *Incilius occidentalis*, the redescription is presented below.

***Incilius occidentalis* Camerano, 1879**

Bufo intermedius Günther, Catalogue of the Batrachia Salientia in the Collection of the British Museum. pp. 1859.

Bufo occidentalis Camerano, Atti. Accad. Sci. Torino, 14: 886-889, 1879.

Bufo intermedius Dugès, La Natureza, 1: 137-145. 1869.

Bufo monksiae Cope, Proc. Amer. Philos. Soc., 18: 263, 1879.

Bufo simus Schmidt, Denkschr. Akad. Wiss. Wien. math. nat., 14: 254-255, 1857; Kellogg, Bull. U. S. Nat. Mus. 160: 1-224, 1932. Smith and Taylor, 1948. U.S. Natl. Mus. Bull (194):42-43.

Cranopsis occidentalis Frost, Grant, Faivovich, Bain, Haas, Haddad, de Sá, Channing, Wilkinson, Donnellan, Raxworthy, Campbell, Blotto, Moler, Drewes, Nussbaum, Lynch, Green, and Wheeler, 2006, Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 297: 364.

Ollotis occidentalis, Frost, Grant, and Mendelson, 2006,

Copeia, 2006: 558. By implication

Incilius occidentalis, Frost, Mendelson, and Pramuk, 2009. Copeia, 2: 418; Frost, 2008, Amphibian Species of the World Online, vers. 5.4: Required change due to seniority of *Incilius* over *Ollotis*.

Lectotype: MZUT An 210-2. An adult male from México collected by Federico Craveri. Locality and date of collection unknown.

Paralectotypes: MZUT An 210-1 and MZUT An 210-3. Both males from Mexico, collected by Federico Craveri. Collection locality and date unknown too. See below type locality.

Diagnosis. *Incilius occidentalis* can be recognized by the following combination of characters: 1), medium to large-sized individuals (SVL range, males: 52.37-84.15; females: 76.42-91.93); 2), snout truncate in profile; 3), adult individuals with weakly developed cranial crests; 4), supraocular crest most developed, postocular crest evident in large individuals, parietal crest only evident in the largest individuals; 5), parotoid gland elliptical, medium sized (about 51% of HL), separated from eyelid by short series of granules; 6), tympanum conspicuous, round; 7), vocal slits in males unilateral or bilateral; 8), dorsal surfaces of adults covered with numerous medium-sized sharply pointed granules with keratinized tips, dorsal surface of juveniles smooth; 9), lateral descending line of tubercles absent; 10), dorsal coloration consisting of olive brown background with distinct pale cream vertebral stripe defining 2 dark brown lateral blotches, vertebral

Table 2. Analysis of variance (ANOVA) for the scores resulting from the principal components analysis (PCA) of 10 morphometric variables of males (A) and females (B) from 33 populations of *Incilius occidentalis* in Mexico. Variables significantly different at 95% confidence are marked with an asterisk (*). See text for details

a)

PC number	DF	Sum of squares	Mean square	F Ratio	p > F
1	17	2008.328	118.137	1.819	0.033*
2	17	67.941	3.996	1.349	0.1748
3	17	84.229	4.954	4.235	0.0001*
4	17	54.177	3.186	5.056	0.0001*
5	17	17.039	1.002	1.465	0.1192
6	17	15.214	0.894	1.736	0.045*
7	17	8.689	0.510	1.678	0.0563
8	17	7.432	0.437	1.675	0.056
9	17	2.370	0.139	0.895	0.615
10	17	6.529	0.384	2.900	0.0004*

b)

PC number	DF	Sum of squares	Mean square	F Ratio	p > F
1	16	3769.526	235.595	2.330	0.0067 *
2	16	118.630	7.414	1.695	0.0632
3	16	90.343	5.646	1.151	0.3238
4	16	107.288	6.705	4.882	0.0001*
5	16	32.609	2.038	1.908	0.0305
6	16	11.461	0.716	0.898	0.5735
7	16	18.400	1.150	1.753	0.0521
8	16	14.687	0.917	1.631	0.0782
9	16	2.3410	0.146	0.603	0.8725
10	16	3.279	0.204	1.466	0.1320

line interrupted at mid body in many individuals, and 11), ventral surfaces cream or pale yellow with no marks except in young individuals where pale gray dots may be present (Fig. 3).

Comparisons with sympatric and other related Bufonid species. *Incilius occidentalis* can be distinguished from sympatric species of the genus *Anaxyrus* by the dorsal color pattern, which consists of a medium light brown line often interrupted and bordered by lateral continuous olive to dark brown irregular stripes (versus numerous dark grey-green blotches on a light grey background in *Anaxyrus cognatus*, and numerous small brown dots on a light grey to brown background in *A. compactilis*). The body size of adults is noticeably larger in *A. cognatus*, males of *Incilius occidentalis* reaching 87 mm in SVL (versus 115 mm in *A. cognatus*). *I. occidentalis* can be distinguished from *A. compactilis* by of the soft texture of the dorsal skin which is covered with medium sized granules, smaller and more abundant at the flanks and limbs (uniformly rugose skin because of the presence of abundant small pointed granules). From *A. mexicanus*, because of the development of the cephalic crests, well developed supraoculars, postocular reduced and inconspicuous parietals in *I. occidentalis* (versus supraoculars less developed and

parietal often lacking in *A. mexicanus*). Dorsal color pattern is reddish brown with scattered small dark brown dots sometimes suffused to form blotches in *A. mexicanus*. From *A. punctatus* differs because of the size and shape of the parotoid glands, elliptical and well developed in *I. occidentalis* (versus small and rounded). The color pattern of *A. punctatus* is highly variable, presenting a light grey to olive or reddish brown background with numerous red to brown dots almost always on a black ring at the base. Other *Incilius* species are not sympatric with *I. occidentalis*. In the phylogenies of North American *Incilius* and *Anaxyrus* species by Pauly et al (2004) and Bufonidae by Van Bocxlaer et al. (2010), *I. occidentalis* is the sister species of *I. alvarius*. *I. occidentalis* can be separated from this last species by differences of dorsal color pattern which consist of dull olive to gray ground without lateral blotches and scattered marks in *I. alvarius*, this pattern contrasts with the brown pattern of blotches of *I. occidentalis* described above. In addition, *I. alvarius* exhibits dorsal smooth skin with conspicuous enlarged glands on the thighs (Oliver-López, 2009), both features not present in *I. occidentalis*. Pyron and Wiens (2011) relate *I. occidentalis* as the sister taxon of *I. tacanensis*, this last species differs from *I. occidentalis* mainly because the



Figura 3. *Incilius occidentalis*, MZFC 6536, an adult male from 2 km East of Río Estórax, Peña Miller, Querétaro, Mexico, collected by Oscar Flores-Villela in October 12, 1993 (Photograph: O. Flores-Villela).

color pattern and granulation of dorsal surfaces, including dark brown bands bordered by lighter lines with a light mid-dorsal line in *I. tacanensis*, characters not present in *I. occidentalis*, moreover, a line of small conic granules runs along the flanks in *I. tacanensis*.

Description of the lectotype. An adult male with small body, SVL 56.92 mm. The head is truncate in lateral view and almost triangular in dorsal view; supraocular crest distinct, postocular and parietal crests less conspicuous; parotoid gland ovoid, length 55.62% of HL; tympanum distinct, nearly round, 30.67% of the diameter of the orbit; dorsal surfaces are covered with abundant large rounded granules with numerous pores, keratinized spines on the tip are severely damaged because of the storage and time of preservation; granules on the ventral surface uniformly distributed including the inguinal area; forelimbs short; fingers slender, webbing absent; internal palmar tubercle is rounded with dark brown pigmentation; external palmar tubercle is piriform, larger than internal palmar tubercle; relative length of fingers 3>1>4>2; nuptial excrescences on fingers 1-3, conspicuous, dark brown; subarticular tubercles distinct, paired on the first finger; supernumerary tubercles paired on the third and fourth digits; hind limbs are slender; length of toes in decreasing order is 4, 3, 5, 2, 1; webbing formulae, right foot I 1-1 III 1-1 III 1 1/2-3 IV 3-1 V, left foot I 1-1 II 1-2 III 2-3 IV 3-2 V. Short rows of keratinized tubercles on lateral surfaces of tarsi of feet; internal metatarsal tubercle large, 2X larger than the external metatarsal tubercle. Vocal slits bilateral.

Coloration in preservative. Background of the dorsum of

body, including head and limbs, pale olive (olive gray, 42) with a distinctive pale mid dorsal stripe forming 2 paravertebral dark brown bands (olive brown, 28). There are 2 transverse parallel brown stripes on each side of the head. Lateral surfaces with several irregular small blotches. Parotoid glands are the same color as the rest of the dorsum with darker markings. Dorsal surfaces of hind limbs with transverse brown stripes. Ventral surfaces are cream and immaculate. The juvenile individuals have small black or dark gray markings on the throat and belly. Ventrally, fore limbs and thighs are immaculate.

Coloration in life. Adult specimens of *I. occidentalis* have a dorsal color pattern that varies gradually between individuals, with olive or unmarked brown being the most common background color (colors 42 and 44), and with a distinct pale mid-dorsal stripe forming two paravertebral dark olive to brown bands (colors 28 and 129); the vertebral stripe is often interrupted at mid body or below. Ventral surfaces are generally cream color (54) to light yellow with no marks.

Variation. Background color and lateral blotches on the dorsum can be darker in some individuals, especially the younger ones. The granulation of dorsal skin surfaces is clearly pronounced in juveniles, less abundant and sharply reduced in old individuals. Both paralectotypes resemble lectotype in dorsal and ventral color patterns. Webbing formulae of the hind feet can slightly vary, especially in relation to fingers 3, 4 and 5, but no differences exist between populations or through sexes. Variation in size of the body across sexes is remarkable, the largest average in SVL recorded in males is population 31, central Veracruz (82.32) and the lowest population 23, southeastern Oaxaca (53.84). Regarding females, the highest SVL recorded is population 16, Michoacán center (88.03), and the lowest from population 11, lowlands of Guerrero (66.85). During field work in Aguascalientes, a large female reaching SVL of 112 mm was collected; this individual was eliminated from the dataset to avoid biases in the statistical analyses.

Tadpoles. The tadpole has not been described.

Distribution, ecology and conservation. *I. occidentalis* occurs in northern and central Mexico from the highland Plateau in the states of Durango, Zacatecas, and Aguascalientes to the south and west through east Jalisco and Colima, to Central Mexico along Querétaro and northeastern Guanajuato, south and westward to Michoacán, Guerrero and central Puebla, to the east reaching central Veracruz and northern Oaxaca (Fig. 1). This species occurs in a great variety of environments, however it seems to prefer arid and semiarid scrub, mainly composed of mesquite (*Prosopis* spp.), huizache (*Acacia* spp.), and *Opuntia* (Zamudio et al., 1992). In some

elevated areas above 1 000 m at the states of Durango, Guanajuato and Oaxaca it occupies pine-oak and oak forests (pers. obs.). It is possible to find individuals of this species in both pristine and moderately disturbed areas, often maintaining large populations in areas not too proximal to human settlements (Santos-Barrera and Urbina-Cardona, 2011). All observations suggest that this is a nocturnal species, avoiding high daytime temperatures by sheltering beneath rocks and logs or even under the ground. During the night, it is possible to find adult individuals adjacent to permanent or temporary springs and low rivers, commonly hidden beneath the shrubs and in the roots; it seems to avoid permanent ponds and pools. This is a stream dwelling species, in the rainy season (July to September) in northern Mexico it is possible to observe aggregations of toads along the rivers shores. In the arid and semi-arid areas of Puebla, adult individuals may be active until November and early December. Diet of adult individuals mainly consists of ants, orthopterans and several other insect larvae, according to observations of stomach contents (Santos-Barrera, unpublished data). This species is classified as Least Concern in the Red List of the IUCN (IUCN, 2012), and it does not appear in any other conservation listings. However, although it is considered as a widespread species, numerous populations along its range have experienced continuous declines, almost always due to habitat loss and persistent disturbance of native forested areas for logging, to open areas for cultivation and human settlements, this has been especially observed in central Mexico (Santos-Barrera, pers. obs.).

Taxonomic comments. According to Taylor (1951), one important character to separate the species *Bufo simus*, from *Bufo monksiae* was the absence of the *ostia pharyngea* as well as the hidden tympanum. Smith (1952) also mentioned the presence of this character when relates *Bufo tacanensis* with *B. occidentalis* since both species examined by him have *pharyngeal ostia*. However *B. occidentalis* presents a hidden tympanum while *B. tacanensis* lacks this feature. Smith (1952) did not mention the locality of the *B. occidentalis* examined to compare with *B. tacanensis*. The *ostia pharyngea*, was not examined in this study, and regarding the presence and size of the tympanum, this feature seems to be an uninformative character because it might be or not evident in this species. The only populations that consistently lack tympanum are 10 and 11, the Guerrero highlands and Guerrero lowlands, respectively. It was also noted that males may have 1 or 2 vocal slits without a discernible pattern of distribution of this character. The type locality of this species was not specified by the collector F. Craveri or the author Camerano (1879), based on the comparisons of numerous individuals with the type specimens, that clearly

coincide with central Mexico morphotypes, and based on the speculated route of collector Craveri (Gavetti, pers. comm), it is recommended to follow Smith and Taylor (1948) criterion to define the type locality to Guanajuato city and surroundings.

Discussion

The use of external morphological characters and morphometrics is a useful tool to describe and identify species (Mendelson et al., 2012). Even more, these features can be related with environmental data to search for evolutionary patterns and life history traits and to explore into phylogenetics (Rosso et al., 2004; Zelditch et al., 2000). In the present study, morphology and morphometrics have contributed to nearly complete the resolution of the long-standing taxonomic enigma of the *I. occidentalis* complex thus completing the Alpha taxonomy. The study of morphological features in *I. occidentalis* lead to the recognition of the population of Chihuahua as a different species, but the morphometric structure in this last species has almost the same body proportions of the rest of the *I. occidentalis* populations. In terms of morphometrics, it is evident that only small differences exist among populations of *I. occidentalis* along its geographic range. These differences are patent mainly in males, as have been noticed in other *Incilius* species (Mendelson, 1998; Mulcahy and Mendelson, 2000; Mendelson et al., 2005). In this study, the largest male individuals were identified in southern Mexico, (population 31, southern Veracruz) averaging 82.32 of SVL, and 88.03 (population 16, central Michoacán), hence, largest males do not correspond to largest female populations. Neither small size populations have coincidence (Fig. 1).

Morphology and morphometrics in bufonid toads can be useful to make interspecific comparisons, or to check for variation into highly variable intraspecific species (Mendelson et al., 2011). Revising the global results of this study it is possible to conclude that there is not an identifiable geographic morphometric pattern among the populations of this species studied, as it has been described in other lowland Bufonid species (Mulcahy et al., 2006). These results could be the consequence of the generalist habits of *I. occidentalis* that can occur in a great variety of environments, (see the natural history section), at a wide elevation range from 200 m to 2500 m, dwelling almost always on the ground, beneath rocks and logs and/or burrowing in holes in the ground. At the present time, none of the known populations can be separated only on the basis of morphometric variables, which is not surprising given the conservative body shape documented in many bufonid species (Maxson, 1984; Mendelson et

al., 2011). In fact, the family Bufonidae is complex, with a superficial similarity. This conservative morphological pattern in concordance with some ecological traits could promote their diversification and expansion from the South American morphotype (VanBocxlaer et al., 2010; Zug, 1993).

The PCA was selected as the first approach to explore the morphometric data of *I. occidentalis* because this analysis constructs new variables that better resume the observed variation (McKillup, 2012), which was particularly helpful in this study. It is well known that body proportions in anurans reflect 4 basic locomotor categories (Pough et al., 1998). The PCA demonstrated that both, males and females of *I. occidentalis* retain the standard anuran body shape that fits well into the walker-hopper type, with short forelimbs and medium-long hindlimbs (Pough et al., 1998). By examining carefully plots of PC 1 vs. PC 2 for males and females (Fig. 2), it is evident that populations form just one group, no outliers or dispersed points can be seen, thus forming a narrow ellipse where points are concentrated. The PCA showed that the general measurement of body, expressed as SVL explain the majority of the variation observed, this could be the cause of this concentration of points, other variables as HW, HL, and TL are highly positively correlated with SVL, then, a large snout to vent length is associated to a long head or to a long tibia. This was expected to some extent, since allometric effects were controlled by excluding juveniles or immature individuals. Commonly, in a PCA the first component explain 70 to 75% of the variance, and the second and third the 15 and 5% respectively (McKillup, 2012). In this study, for males, the PC 1 explains 91.4 % of the variance and the second just 3.2%; this is an unusual situation that can be explained by the conservative morphological pattern of Bufonidae mentioned above, this determines an isometric type that is conspicuous in both, males and females. The comparisons with the Tukey HSD test showed that all populations can be grouped by morphometric differences in no more than 4 groups, thus confirming a stable morphometric design (Appendix 3). This result has been recognized in other anuran species where relative proportions of the body remain stable even when an increase in body size and sexual dimorphism is detected (Duellman and Trueb, 1990; Mendelson et al., 2005).

The clarification of *I. occidentalis* systematics is in progress, by the moment, it can be concluded that *I. occidentalis* is a widespread species. Variation in the morphology is not reflecting taxonomic variation in the group. It is impossible to define a clear tendency in color pattern of dorsal and ventral surfaces; this is the same situation for distribution of granulation and development of cranial crests. Morphological features examined are

insufficient to define species limits, besides the ones already recognized. Low levels of variation persist in characters such as coloration of dorsal and ventral surfaces. No consistent variation exists in the development of cranial crests and parotoid shape and size. The taxonomic importance of the toes and fingers size and development of webbing is so reduced that their information was used only for descriptive purposes. The rest of the variables show similar patterns, just few individuals are variable, even in the same population; other differences between individuals can be attributed only to age and development with no clear geographic trend, as is commonly observed in other bufonid toads (Mendelson et al., 2011). This is also the case of the tympanum; this structure can be evident or non-evident in individuals of the same population regardless of sex. However, measurement of tympanum was evaluated in all populations, except of populations 10 and 11 from Guerrero where individuals of both sexes consistently lack this character. Other relevant data that should be studied in this species complex are those related to natural history, including tadpole descriptions, call variation and habits as well as biogeography and evolutionary history. Knowledge of the phylogenetic relationships and species limits in the *I. occidentalis* complex is still in progress (Santos-Barrera and Flores-Villela. in prep). Different molecular studies recovered *I. occidentalis* and *I. alvarius* as sister taxa, this last species is an inhabitant of the Sonoran desert and recently recorded in Chihuahua, northern Mexico, thus controversially relating two geographic and morphological dissimilar species. The complete picture of the phylogeny and biogeography in *I. occidentalis* can certainly clarify this and other evolutionary questions (Pauly et al., 2005; Mendelson et al., 2011; VanBocxlaer et al., 2010).

Acknowledgements

I want to thank Dr. Elena Gavetti and Dr. Franco Andreone from the Museo Regionali di Scienze Naturali, University of Turin (MZUT), for the loan of the type specimens of *I. occidentalis*. Thanks also to the curators of the following Museums who kindly provided the scientific material: AMNH (American Museum of Natural History), BYU (Brigham Young University, Monte L. Beam Museum), EBUAP (Escuela de Biología, Universidad Autónoma de Puebla), MZFC (Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM), IBH (Instituto de Biología-Herpetología), TCWC (Texas Cooperative Wildlife Collection), ENCB (Escuela Nacional de Ciencias Biológicas-IPN), (UTA), University of Texas at Arlington, (UIMNH), University of Illinois Museum of Natural History (INHS), Illinois Natural History Survey. For field assistance I want to thank Luis Canseco, Francisco

Vargas, Alberto Mendoza and Gustavo Fernández. M. J. Hernández, Juan Fornoni and Armando Martínez advised with the statistical analyses. Heliot Zarza and E. Saturno helped with preparation of figures and tables. Unlimited support in many ways was provided by Oscar Flores-Villela. Financial funding for this project was provided by Conabio Project L244 (GSB and OFV) and two fellowships to GSB, DGEP-UNAM and AMNH, New York.

Literature cited

- Camerano, L. 1878-1879. Di alcune anfibii anuri esistenti nelle collezioni del R. Museo Zoologico di Torino. Atti della Reale Accademia delle Scienze di Torino 14:866-897.
- Chaparro, J. C., J. B. Pramuk and A. G. Gluesenkamp. 2007. A new species of arboreal *Rhinella* (Anura: Bufonidae) from cloud forest of eastern Peru. *Herpetologica* 63:203-212.
- Cope, E. D. 1879. Eleven contribution to the herpetology of Tropical America. Proceedings of the American Philosophical Society 18:261-277.
- De la Riva, I. 2004. Taxonomic status of *Bufo simus* O. Schmidt, 1857 (Anura:Bufonidae). *Journal of Herpetology* 38:431-434.
- Duellman, W. E. and L. Trueb. 1990. *Biology of Amphibians*. McGraw-Hill, New York. 670 p.
- Dugés, A. 1869. Catálogo de animales vertebrados observados en la República Mexicana. *La Naturaleza* 1:137-145.
- Firschein, I. L. 1950. Resurrection of *Bufo occidentalis* Camerano, and remarks on the status of the toad *Incilius simus* Schmidt. *Copeia* 1950:220-223.
- Frost, D., T. Grant, J. Faivovich, R. Bain, A. Haas, C. Haddad, R. De Sá, A. Channing, M. Wilkinson, S. Donnellan, C. Raxworthy, J. Campbell, B. Blotto, P. Moler, R. C. Drewes, R. Nussbaum, J. Lynch, D. Green and W. Wheeler. 2006. The amphibian tree of life. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 297:1-370.
- Frost, D. R., J. R. Mendelson III and J. Pramuk. 2009. Further notes on the nomenclature of Middle American toads (Bufonidae). *Copeia* 2:418.
- Frost, D. R. 2012. *Amphibian Species of the World: an online reference*. Version 5.6. Available at <http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/>; American Museum of Natural History, New York; last access: 10.X.2012.
- Hayek, L. C. and W. R. Heyer. 2005. Determining sexual dimorphism in frog measurement data: integration of statistical significance, measurement error, effect size and biological significance. *Anais da Academia Brasileira de Ciencias* 77:45-76.
- Hayek, L. C., W. R. Heyer and C. Gascon. 2001. Frog morphometrics: a cautionary tale. *Alytes* 18:153-177.
- IUCN. International Union for Conservation of Nature. 2012. Available at www.iucn.org; last access: 15.IX.2012.
- Kellogg, R. 1932. Mexican tailless amphibians in the United States National Museum. *United States National Museum Bulletin* 160:1-224.
- Maxson, L. R. 1984. Molecular probes of phylogeny and biogeography in toads of the widespread genus *Bufo*. *Molecular Biology and Evolution* 1:345-356.
- Mendelson, J. R. III. 1998. Geographic variation in *Bufo valliceps* (Anura: Bufonidae), a widespread toad in the United States and Middle America. *Scientific Papers Natural History Museum, the University of Kansas* 8:1-12.
- Mendelson, J. R. III, B. L. Williams, C. A. Sheil and D. G. Mulcahy. 2005. Systematics of the *Bufo coccifer* complex (Anura: Bufonidae) of Mesoamerica. *Scientific Papers Natural History Museum, the University of Kansas* 38:1-27.
- Mendelson, J. R. III, D. G. Mulcahy, T. S. Williams and J. W. Sites Jr. 2011. A phylogeny and evolutionary natural history of Mesoamerican toads (Anura: Bufonidae: *Incilius*) based on morphology, life history, and molecular data. *Zootaxa* 3138:1-34.
- Mendelson, J. R. III, D. G. Mulcahy, S. Snell, M. E. Acevedo and J. A. Campbell. 2012. A new Golden Toad (Bufonidae: *Incilius*) from northwestern Guatemala and Chiapas, Mexico. *Journal of Herpetology* 46:473-479.
- Mulcahy, D. G., B. H. Morrill and J. R. Mendelson III. 2006. Historical biogeography of lowland species of toads (*Bufo*) across the Trans Mexican Neovolcanic Belt and the Isthmus of Tehuantepec. *Journal of Biogeography* 33:1889-1904.
- Myers, C. W. and W. E. Duellman. 1982. A new species of *Hyla* from Cerro Colorado, and other tree frog records and geographical notes from western Panama. *American Museum Novitates* 2752:1-32.
- Oliver-López, L., G. A. Woolrich and J. A. Lemos-Espinal. 2009. La familia Bufonidae en México. UNAM-Conabio. 139 p.
- Pauly, G. B., D. M. Hillis and D. C. Canatella. 2004. The history of a Nearctic colonization: molecular phylogenetics and biogeography of Nearctic toads (*Bufo*). *Evolution* 58:2517-2535.
- Pyron R. A and J. J. Wiens. 2011. A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2 800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 61:543-583.
- Pough, F. H., R. M. Andrews, J. E. Cadle, M. L. Crump, A. H. Savitzky and K. D. Wells. 1998. *Herpetology*. Prentice Hall, New Jersey. 579 p.
- Quinn, G. P. and M. J. Keough. 2003. *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press, Cambridge. 537 p.
- Rencher, A. 2002. *Methods of multivariate analysis*. Wiley Interscience, New York. 708 p.
- Rosso, A., S. Castellano and C. Giacoma. 2004. Ecographic analysis of morphological and life-history variation in the Italian frog. *Evolutionary Ecology* 18:303-321.
- Santos-Barrera, G. 1995. Taxonomía de *Incilius occidentalis* Camerano 1879 (Anura: Bufonidae) en México. Tesis, Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 62 p.
- Santos-Barrera, G. and O. Flores-Villela. 2011. A new species of toad (Anura: Bufonidae) from the Sierra Madre de Chihuahua, Mexico. *Journal of Herpetology* 45:211-215.

- Santos-Barrera, G and J. N. Urbina-Cardona. 2011. The role of the matrix-edge dynamics of amphibian conservation in tropical montane fragmented landscapes. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82:679-687.
- Savage, J. M. 1970. On the trail of the golden frog: with Warszewicz and Gabb in Central America. *Proceedings of the California Academy of Sciences* 38:273-288.
- Savage, J. M. 1972. The taxonomic status of the toad *Bufo simus* O. Schmidt with description of a new toad from western Panama. *Journal of Herpetology* 6:25-33.
- Savage, J. M. and R. Heyer. 1967. Variation and distribution in the tree-frog genus *Phyllomedusa* in Costa Rica, Central America. *Beiträge zur Neotropischen Fauna* 5:111-131.
- Savage, J. M. and J. Villa. 1986. An introduction to the herpetofauna of Costa Rica. *Society for the Study of Amphibians and Reptiles Contributions in Herpetology* No. 3. 207 p.
- Smith, H. M. and E. H. Taylor. 1948. An annotated checklist and key to the Amphibia of Mexico. *United States National Museum Bulletin* 194:1-118.
- Smith, P. W. 1952. A new toad from the highlands of Guatemala and Chiapas. *Copeia* 1952:175-177.
- Smithe, F. B. 1975. *Naturalist's color guide*. Part I. American Museum of Natural History, New York. 6 p.
- Tabachnick, B. G. and L. S. Fidell. 1989. *Using multivariate statistics*, 3rd Edition. Harper Collins Publishers, New York. 746 p.
- Taylor, E. H. 1951. The rediscovery of the toad *Incilius simus* Schmidt. *Copeia* 1951:134-137.
- Van Bocxlaer, I., S. P. Loader, K. Roelants, S. D. Biju, M. Menegon and F. Bossuyt. 2010. Gradual adaptation toward a range-expansion phenotype initiated the global radiation of toads. *Science* 327:679-682.
- Zamudio, S., J. Rzedowski, E. Carranza y G. Calderón-de Rzedowski. 1992. La vegetación del estado de Querétaro. *Concyteq-Instituto de Ecología, Centro Regional del Bajío, México*. 92 p.
- Zelditch, M., D. L. Swiderski and W. L. Fink. 2000. Discovery of phylogenetic characters in morphometric data. *In* *Phylogenetic analysis of morphological data*, J. J. Wiens (ed.). Smithsonian Institution Press, Washington D. C. and London. p. 37 -83
- Zug, G. 1993. *Herpetology*. Academic Press, San Diego. 527 p.

Appendix 1. Population acronyms and numbers (see figure 1 for geographic location):

1.AGS-SW, south-western Aguascalientes	18.MOR, Morelos
2.AGS-ZAC, Aguascalientes-Zacatecas border (center)	19.NAY, Nayarit
3.COL, Colima	20.OAXCTR, center of Oaxaca
4.DGO-ZAC, Durango Zacatecas border (central)	21.OAXN, northern Oaxaca
5.DGO-CTR, Center Durango	22.OAXS, southern Oaxaca
6.DGOE, Eastern Durango	23.OAXSE, southeastern Oaxaca
7. EDOMX, Estado de México center	24.PUEN, northern Puebla
8.EMXSW, south-western Estado de México	25.PUES, southern Puebla
9.GTOCTR, center Guanajuato	26.QRO, Queretaro
10.GROH, highlands of center Guerrero	27.SINDGO, Sinaloa-Durango border
11.GROL, lowlands of Guerrero	28.SLP, San Luis Potosí west-center
12.HGO, Hidalgo	29.SONNE, north-east Sonora
13.JALCE, east-central Jalisco	30.TLX, Tlaxcala
14.JALE, eastern Jalisco	31.VRCTR, central Veracruz
15.JALNE, north-eastern Jalisco	32.ZACCTR, north-central Zacatecas
16.MICH, Michoacan center	33.ZACSW, south-western Zacatecas
17.MICHNE, north-eastern Michoacán	

Appendix 2. *Additional specimens examined.*

AGUASCALIENTES: MZFC 10101-10103, 10105 Calvillo río Gil KU 29771,29772, 18 mi W Aguascalientes; UAA 00044-1, 0044-2, 00046-1-00046-3, presa La Codorniz, Calvillo, 00058, 00102, Aguascalientes; CHIHUAHUA: BYU 14542, Cerocouhni; BYU 39373, río San Miguel; KU 44432, 37 km S and 2.4 km E Creel, Barranca del Cobre; KU 47233, 8 km S Riito; KU 47234, 3.5 km S Riito; KU 52058-61, 52064-75, 5 km NW Temoris; KU 52062-63, 13 km SW Cuiteco; KU 56168, Urique; KU 63659-62, 4 km N Urique; KU 63663, Yosachique; MZFC 9931,-9933, 16536, 19813, 19814; UMMZ 111513 (a series of 10 specimens), UMMZ 117778 (a series of 2 specimens) and UMMZ 117779 (series of 4 specimens), Maguarichic; UMMZ 111515 (series of 4 specimens), Mojarachic; UMMZ 111114, La Polvosa; MVZ 46639-40, río Gavilán, 11 km SW Pacheco. COLIMA: LNLJ R- 267 Minatitlán, UMMZ 79971, N de Quesería; LACM 37091, 5.2 mi SW Tonilá; UMMZ 79971, justo al norte de Quesería; DURANGO: CAS 121000, 20 mi E borderline Sinaloa, CAS 169726 36 mi W El Salto; ENCB 10767-10769, 1.6 km SW La Peña; IBH 2711, 2711-2, La Michilía, 2832 rancho La Peña; KU 38212-38216, río Melones, 44536, 44537, 10 mi SW El Salto, 78312, 19.2 km NE Santa Lucía, 182528, 182529, 23.2 km NW El Palmito, LACM 88059, Revolucioneros, 105630 14 mi W El Salto; MZFC, 10082-10086, 10088, 10091, 10093, 10094, río Melones; UMMZ 113678, Pueblo Nuevo, 123023, 1.8 mi NW El Palmito; ESTADO

DE MÉXICO: AMNH 166814, 4 mi SW Aculco, CB 9022, Santiago de Malinaltenango, KU 67819, Ixtapan de la Sal; MZFC 3758, Almoloya de Alquiciras, MZFC 12629, 12629, Parque Sierra de Nanchititla. GUANAJUATO: CAS 87172, 7 mi NE Guanajuato; IBH 5046, 2 km N León; MZFC 1746, 1747, Guanajuato; TCWC 40597, 20 mi W Xichu; USNM 26160, 26161. GUERRERO: MZFC 1380, Jalapa; MZFC 1383, barranca del Tío Chico Reyes, Mpio. Zumpango del Río; MZFC 1399, Aprox. 100 m de Jalapa; MZFC 3752, Ixcateopan de Cuauhtémoc, Km 26.5 carreteta Taxco-Ixcateopan; MZFC 3753, Ixcateopan de Cuauhtémoc, Las Peñas; MZFC 3755, Tetipac, Los llanos, Km 10 Carr. Taxco-Tetipac; MZFC 3756, Km 14.4 Carr. Taxco-Ixcateopan; MZFC 3757, Km 8 Carr. Taxco-Ixcateopan, Taxco; MZFC 3759, Tetipac, El Peral, Km 10.2 Carr. Taxco-Tetipac; MZFC 12626-12627, Atlitac, MZFC, 3760, Ixcateopan de Cuauhtémoc; MZFC 5800, Km 21.1 carretera Taxco-Ixcateopan; MZFC 12642-12650, 12 km S Atlitac; IBH 952, Omiltemi; IBH, 4284, 5 Km E Chilpancingo; IBH 7101, 10 mi SW Chichihualco; TCWC 10940, 4 mi W Mazatlán, 8000 pies; TCWC 16560, 3 mi N Colotitla; TCWC 10024, 2 mi SW Omiltemi, 7900 pies; TCWC 182534, 73.1 Km NE Jilguero; KU 67820, 14 mi S Ixtapan, El Mirador, 5100 pies; KU 182530-32, 37.7 Km SW Filo de Caballo, 1945 m; KU 105519, entre Chilapa y km75, E Chilapa; KU 182533, 73.1 Km NE Jilguero, 2106 m; ENCB 6515, Hueycatenango; HIDALGO: AMNH 6657, Guerrero, 59241; IBH 310, near Actopan; ENCB 6923, 6924, Tasquillo, 8309, 8311, near Huichapan, 11475, 11476, 11479, 11480-11485, 11501, 11600-11602, Mezquititlán, 11614, Huejutla, 12046, Nicolás, 12050, Huisticola, 12640, Taxquillo; MVZ 109501, Parque Nacional el Chico, MZFC 5826, 2 km E Aserradero, UMMZ, 56482, Velasco, 106398, 10 mi N Agua Blanca; USNM 148903-148905, 6 mi S Ixmiquilpan; JALISCO: ENCB 14781 Atemayac, 14782, Brizuela, 14784 Juanac; IBH 5940, 5941-5941-6, San Fernando Opio. Mascota, 6080-1-28, Villa Hidalgo; KU 27253, 27256, 2 mi N Guadalajara, 38217, 1 mi S Telostitlán, 67821 17 mi ESE Tequila, 67824, 26 mi WNW Magdalena, 73805 15 km W de Ameca, 73806 32 km NW Ayutla, 73807, 3 km NE Talpa. MICHOACÁN: MZFC 1519 y 1519-3, Zitácuaro, Coatepec de Morelos, San Francisco; MZFC, 19811-19812; IBH 4504, 23 Km E Morelia; UMMZ 94278-85, Tancitaro, 2 mi E Apo; UMMZ 112773-774, 2 mi S Jaranilla 5000 pies; UMMZ 112775, Cerro de Barolosa 8900 pies; UMMZ 104398, 2 mi E Coalcomán, sierra de Camachines, 4300 pies; UMMZ 104399, 0.5 mi NE Coalcomán, cerca del río Coalcomán; UMMZ 104796, 2 mi S Coalcomán; UMMZ 104400, 3 mi W Coalcomán; UMMZ 112776 (serie de dos ejemplares),

cerro de Barolosa, 9000 pies; UAA 0004, Mpio. Morelia, río Chiquito; ENCB 2378, 20 Km E Morelia; ENCB 2804, El Paraíso de Purúa, Jungapeo; ENCB 13034, 9.5 Km S, 2 Km E Epatacio Huerta; ENCB 18 Km N, 12 Km E Coalcomán; ENCB 15373, 15378, 15382 y 15384, 7 Km N, 10 Km E Araró; OAXACA: MZFC 1452 y 1453, Zapotitlán, alrededores; MZFC 3264 y 3264-2, 4 Km E Chapulco; MZFC 6080, 6 Km E Tamazulapa; MZFC 12073-12077, 12 km NW Tlaxiaco; IBH 359, Huajuapán de León; IBH 7104, Camotlán; IBH 7105, 4.3 mi S Tonaltepec; IBH 7377, presa de Praxedes, 2.5 Km E Praxedes; AMNH 71125, Mitla; AMNH 72636, 11 mi SW Sola de Vega, 7000 pies; AMNH 72637, arroyo San Felipe, enfrente de Oaxaca; TCWC 55655, 4.3 mi S Tonaltepec, 6800 pies; KU 137526, 6.9 Km NE Oaxaca, 1500 m; KU 137527, 13.1 Km N Juchatengo, 1010 m; KU 137528, río Jalatengo, 8 Km S Jalatengo, 1280 m; MVZ 138943, 18.5 Km S Sola de Vega; ENCB 10339, Teumaxtla. PUEBLA: AMNH 13896-7, Santa Catarina, 64661 río Atoyac, cerca de Puebla; ENCB 11583, 21.3 Km S, 5.2 Km W Tehuacán; ENCB 13620, 3 Km NW San Martín Texmelucan; IBH 356-358, Tehuacán; 2775, San Juan Raya; KU 65543, 39808, 7 mi S, 58239-58250, 14.4 Km W Huachinango; KU 97645, 97646, 1.6 Km N Tehuacán; KU 97647, 2.1 Km N Tehuacán; 97649, 97650, 97651, 3.2 Km N Tehuacán; 97652, 4 Km N Tehuacán; 97653, 4.5 Km N Tehuacán; 97654, 4.8 Km N Tehuacán; 97655, 11.2 Km SE Tepeaca; MZFC 2367, 2367-2, 10057-10059 Zapotitlán Salinas; UAP 114-10, Amozoc, 10 Km E Puebla; UAP 253-92, UAP 40-900, Zapotitlán de las Salinas; USNM; 115538-540, USNM 116544, Tecamachalco; QUERÉTARO: MZFC 1454, 0.5 Km NE Peña Miller; MZFC 3110, río Estórax, 15 Km SW Pinal de Amoles; MZFC 5864, Mesa de León; MZFC 6536-6538, San Juanito, 2 Km E Peña Miller, en el río Estórax; MZFC 6539-6555, Mpio. Cadereyta, Rancho Nuevo, río San Juan, en los límites con el estado de Hidalgo; IBH 4056, Ahuacatlán, Mpio. Pinal de Amoles; IBH 7112, Maconi; IBH 7113 Los Piñones; TCWC 33010, 17 mi E Cadereyta; TCWC 33022, 0.5 mi NE Peña Blanca; TCWC 33023, 10 mi E Cadereyta; TCWC 38377, 1 mi N Peña Blanca; TCWC 38433 y 38434, 1 mi N Peña Blanca; TCWC 40581 y 40585, 1-2 mi ENE San Pablo; ENCB 10668, Maconi. VERACRUZ: AMNH 13761, 13762; KU 23851; ZACATECAS: IBH 5063, 20 km N Valparaíso; MZFC, 7200, 5 Km S Tabasco, Carretera Zacatecas-Guadalajara, ENCB 14109, Cañitas, 14729 2 km SW San Juan Capistrano; KU 102690 17.6 km NW Jalpa; MZFC 5023, 13 Km W de Moyahua, 10107, Juchipila, 10111-10120, Valparaíso; UMMZ 118751 8 mi S Moyahua; USNM 47170 sierra Madre.

Appendix 3. Results from the Tukey-HSD test for components scores resulting from a PCA of 10 morphometric variables resulting significantly different from the ANOVA test of 33 populations of *Incilius occidentalis*. The component is designed above the table.

a) Males comparison. b) Females comparison. Populations without letters assigned should be considered as different.

PCA 1							PCA 3				
Population	Column A		Mean				Population	A	B	C	Mean
14	A		13.455				33	A	B	C	2.437
2	A		6.975				30	A	B		1.357
15	A		4.514				15	A			1.296
16	A		3.475				2	A	B		1.285
13	A		2.993				14	A	B	C	0.694
30	A		2.891				24	A	B	C	0.492
26	A		2.193				13	A	B	C	0.445
20	A		1.944				20	A	B	C	0.439
25	A		1.303				1	A	B	C	-0.018
32	A		-0.732				25		B	C	-0.046
24	A		-0.827				32	A	B	C	-0.094
12	A		-1.216				22	A	B	C	-0.343
22	A		-2.402				26			C	-0.536
28	A		-5.520				27	A	B	C	-0.666
1	A		-5.568				6	A	B	C	-0.838
27	A		-6.643				12			C	-0.891
6	A		-11.868				28		B	C	-1.205
33	A		-13.793				16	A	B	C	-1.642
PCA 4							PCA 6				
Population	A	B	C	D	E	Mean	Population	Column A	Column B	Mean	
24	A					1.299	14	A	B	0.502	
13	A	B	C			0.724	30	A		0.355	
25	A	B				0.599	12	A		0.314	
30	A	B	C	D		0.297	15	A		0.144	
27	A	B	C	D	E	0.125	26	A		0.073	
28	A	B	C	D	E	0.066	20	A	B	0.023	
16	A	B	C	D	E	0.026	2	A	B	-0.019	
20		B	C	D		0.009	28	A	B	-0.023	
22	A	B	C	D	E	-0.004	25	A	B	-0.058	
26			C	D	E	-0.261	1	A	B	-0.116	
1		B	C	D	E	-0.363	16	A	B	-0.181	
6	A	B	C	D	E	-0.373	24	A	B	-0.291	
12			C	D	E	-0.442	27	A	B	-0.462	
2		B	C	D	E	-0.502	13	A	B	-0.494	
15				D	E	-0.660	6	A	B	-0.570	
32	A	B	C	D	E	-0.677	32	A	B	-0.584	
14	A	B	C	D	E	-0.849	22	A	B	-0.620	
33					E	-2.957	33		B	-2.604	

PCA 10

<i>Population</i>	<i>Column A</i>	<i>Column B</i>	<i>Column C</i>	<i>Mean</i>
14	A	B	C	0.739
16	A	B	C	0.589
13	A			0.408
1	A	B	C	0.201
26	A	B		0.170
30	A	B	C	0.153
24	A	B	C	0.121
27	A	B	C	-0.002
25	A	B	C	-0.003
12	A	B	C	-0.024
22	A	B	C	-0.098
32	A	B	C	-0.126
28	A	B	C	-0.155
6	A	B	C	-0.178
2		B	C	-0.265
20			C	-0.277
15			C	-0.283
33	A	B	C	-0.316

b)

PC 1

<i>Population</i>	<i>A</i>	<i>B</i>	<i>Mean</i>
15	A		10.390
28	A	B	9.717
2	A		9.129
26	A	B	6.400
1	A	B	6.107
6	A	B	4.782
31	A	B	4.180
20	A	B	3.987
4	A	B	1.424
32	A	B	-0.191
9	A	B	-0.790
13	A	B	-1.092
12	A	B	-1.198
25	A	B	-1.841
27	A	B	-5.930
19		B	-13.219
14	A	B	-16.814

PCA 4

<i>Population</i>	<i>A</i>	<i>B</i>	<i>C</i>	<i>D</i>	<i>Mean</i>
27	A				1.431
19	A	B	C		0.900
25	A				0.734
9	A	B	C	D	0.706
20	A				0.704
26	A	B			0.674
1	A	B	C	D	0.648
12	A	B			0.619
6	A	B	C	D	0.375
13	A	B	C	D	0.295
31	A	B	C	D	0.010
4	A	B	C	D	-0.319
28	A	B	C	D	-0.962
14	A	B	C	D	-1.264
32		B	C	D	-1.553
15			C	D	-1.744
2				D	-1.821

PCA 5

<i>Population</i>	<i>Column A</i>	<i>Mean</i>
4	A	1.300
26	A	0.790
25	A	0.573
19	A	0.382
9	A	0.352
32	A	0.352
13	A	0.252
28	A	0.221
12	A	0.178
15	A	-0.106
14	A	-0.243
6	A	-0.456
20	A	-0.464
2	A	-0.619
1	A	-0.672
27	A	-0.785
31	A	-1.041



Inflammatory response caused by larvae and adults of *Gnathostoma* (Nematoda: Gnathostomatidae) in vertebrates of Mexico, including humans

Respuesta inflamatoria ocasionada por larvas y adultos de *Gnathostoma* (Nematoda: Gnathostomatidae) en vertebrados de México, incluyendo al hombre

Luis Jorge García-Márquez^{1✉}, Virginia León-Règagnon², Rafael Lamothe-Argumedo³, David Osorio-Sarabia³ and Luis García-Prieto³

¹Centro Universitario de Investigación y Desarrollo Agropecuario (CUIDA), Universidad de Colima. Av. Universidad #333, Col. de las Víboras, 28040 Colima, Colima, México.

²Estación de Biología Chamela, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 21, 48980 San Patricio, Jalisco, México.

³Laboratorio de Helminthología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-153, 04510 México, D. F., México.

✉ ljgm_cmv@hotmail.com

Abstract. The aim of this study was to describe and compare the inflammatory reaction caused by *Gnathostoma* spp., in various tissues of wild vertebrates and humans in Mexico. Parasitized tissues were collected from 10 species of vertebrates from 8 states. Samples were fixed in 10% formalin, pH 7.2 and processed with standard histological techniques. The lesions were classified into 4 categories. The advanced third stage larvae in fish, amphibians, and reptiles were associated with inflammatory reaction categories I and II (no injury, discrete or minimum); birds presented lesions classified in categories II, III, and IV (injuries minimal to discrete, moderate to severe; granulomatous); 1 human sample had lesions classified in categories III and IV (injuries moderate to severe; granulomatous). Adult parasites in mammals generated responses in categories III and IV. Inflammatory reactions observed in the different studied vertebrates suggest a complex host response to the presence of the parasite, causing variable tissue changes. The tissue reactions provide basic knowledge on the general principles of the pathogenesis and pathology of gnathostomiasis.

Key words: gnathostomiasis, histopathology, zoonoses.

Resumen. El objetivo de este estudio fue describir y comparar la reacción inflamatoria que causa *Gnathostoma* spp., en los tejidos de diversos vertebrados silvestres y el humano en México. Se recolectaron tejidos parasitados de 10 especies de vertebrados, de 8 estados de la República Mexicana. Las muestras se fijaron en formalina al 10%, pH 7.2 y se procesaron con la técnica histológica de rutina. Las lesiones se clasificaron en 4 categorías; las larvas de tercer estadio avanzado en los peces, anfibios y reptiles causaron una reacción inflamatoria de las categorías I y II (sin lesión, o lesión mínima a discreta); en las aves, se registraron las categorías II, III y IV (lesión mínima a discreta, moderada a intensa y granulomatosa) y en el humano, categorías III y IV (lesión moderada a intensa y granulomatosa). Los parásitos adultos en los mamíferos generaron respuestas de las categorías III y IV. Las reacciones inflamatorias que causan a los diferentes vertebrados estudiados sugieren una respuesta compleja debido a la presencia del parásito y a la respuesta de los hospederos, causando alteraciones tisulares muy variables. Las reacciones tisulares proporcionan conocimientos básicos sobre los principios generales de la patogenia y patología de la gnatostomiasis.

Palabras clave: gnatostomiasis, histopatología, zoonosis.

Introduction

Gnathostoma is represented in Mexico by 3 species: *Gnathostoma binucleatum* Almeyda-Artigas, 1991, *Gnathostoma lamothei* Bertoni-Ruiz, García-Prieto, Osorio-Sarabia and León-Règagnon, 2005, and

Gnathostoma turgidum Stossich, 1902; its geographic distribution comprises 15 of the 32 states of the Mexican territory, and it parasitizes 80 host species (Pérez-Álvarez et al., 2008; García-Márquez et al., 2009). Additionally, more than 8 000 cutaneous and 11 ocular human cases have been recorded in this country (Lamothe-Argumedo, 2003, 2006), with *G. binucleatum* being the only species confirmed as an ethiological agent in Mexican human infections (León-Règagnon et al., 2002).

Recibido: 28 enero 2013; aceptado: 01 diciembre 2013

Histopathology caused by adult worms of this genus has been described in several regions of the world for several host species including dogs (Nayar et al., 1978), cats (Beveridge et al., 1998), weasels (Ashizawa et al., 1979), and pigs and boars (Mei et al., 2001), among others. In contrast, pathogenic changes by advanced third stage larvae (A₃L) of *Gnathostoma* have only been studied in fish-eating birds (García-Márquez et al., 2001). In humans, histological lesions have been described in skin (Ollague and Ollague, 1987), brain (Schmutzhard et al., 1988), eyes (Barua et al., 2007), and intestine (Seguchi et al., 1995). The main objective of this study is to describe and compare the histological lesions caused by A₃L and adults of *Gnathostoma* sp., in several vertebrate host species including humans.

Materials and methods

Nine species of wild vertebrates (2 fish, 1 amphibian, 1 reptile, 3 birds, and 2 mammals, all in adult stage) were obtained from 9 localities from Mexico between June 2004 and September 2005 (Table 1). One larva was obtained from a skin biopsy conducted on a human adult patient in the General Hospital from Tepic (Secretaría de Salud del Estado de Nayarit) in 2000. Fish were collected with a seine net, amphibians were collected manually, and reptiles, birds, and mammals were shot by local hunters. All organisms were collected under the scientific collection permit FAUT-0056 issued to VLR. Skeletal muscles of all vertebrates except the mammals were ground individually, compressed between 2 glass plates, and examined with the aid of a magnifying glass to search for A₃L of *Gnathostoma*. The digestive tract and liver of

mammals were dissected within 4 hr after capture, and reviewed under the microscope. Histologic lesions were evaluated based on 1 larva (alive or degenerating) or 1 live adult in host tissue. The positive tissues were fixed in 10% formaldehyde buffered solution (pH= 7.2) during 24 hr, and processed following conventional histologic techniques (Prophet et al., 1992). Five cross sections 6 µm thick were made for each host species, and 10 microscopic fields were analyzed for each section following Vivar-Díaz (2010). Observations were made with a Carl Zeiss Primo star 07745 microscope (10x and 40x). Classification of the lesions follows the criteria proposed by Vázquez-Núñez et al. (2004) (Table 2). Voucher specimens of representative histological sections were deposited at the Colección Nacional de Helminths (CNHE), Instituto de Biología, UNAM, Mexico City (CNHE 8739-8743).

Results

The presence of live larvae encysted in skeletal muscle of fishes, amphibians, and reptiles caused histological lesions ranging from mild hyperplasia of fibrous connective tissue around the parasite (lesions category I) to moderate hyperplasia of this tissue with infiltration of macrophages and heterophils in the interstitial zone, at levels below 50% (category II) (Fig. 1). In birds, inflammatory response in muscle tissue included moderate to severe hyperplasia of fibrous connective tissue around the parasite, as well as infiltration of macrophages, heterophils (eosinophils), lymphocytes and mononuclear cells, at levels above 50% causing degeneration and necrosis of muscle fibers with vasculitis (categories II, III) (Fig. 2). In the most severe cases, granulomatous lesions were recorded, with

Table 1. Hosts infected with *Gnathostoma* spp. included in this study

Host species	Stage	Distribution
Fish		
<i>Petenia splendida</i> ^a	L ₃ A	Oaxaca: Presa Temascal (18°13'00" N, 96°25'00" W)
<i>Gobiomorus dormitor</i> ^a	L ₃ A	Tabasco: Pantanos de Centla (18°28'19" N, 92°39'15" W)
Amphibians		
<i>Lithobates forreri</i> ^a	L ₃ A	Chiapas: Laguna Catzajá (17°46'03" N, 92°02'00" W)
Reptiles		
<i>Crocodylus acutus</i> ^a	L ₃ A	Colima: Laguna de Amela (18°50'07" N, 103°45'55" W)
Birds		
<i>Ardea alba</i> ^a	L ₃ A	Sinaloa: Laguna Alhuate (24°31'01" N, 107°20'10" W)
<i>Pelecanus erythrorhynchus</i> ^a	L ₃ A	Sinaloa: Laguna Alhuate (24°31'01" N, 107°20'10" W)
<i>Phalacrocorax brasilianus</i> ^a	L ₃ A	Guerrero: Laguna de Tres Palos (16°47'47" N, 99°44'30" W)
Mammals		
<i>Homo sapiens</i> ^b	L ₃ A	Nayarit: Tepic (21°30'13" N, 104°53'40" W)
<i>Didelphis virginiana</i> ^c	Adult	Veracruz: Tlacotalpan (18°38'29" N, 95°41'26" W)
<i>Procyon lotor</i> ^c	Adult	Veracruz: Tlacotalpan (18°38'29" N, 95°41'26" W)

a) Skeletal muscle; b) dermis; c) stomach.

Table 2. Histologic category of lesions found in vertebrates infected by *Gnathostoma* spp. Evaluation was based in all cases on 1 larva or 1 adult in host tissue

Category	Description
I*	Mild hyperplasia of fibrous connective tissue around the parasite.
II*	Moderate hyperplasia of fibrous connective tissue around the parasite; infiltration of macrophages and heterophils, mainly at levels below 50%.
III**	Moderate to severe hyperplasia of fibrous connective tissue around the parasite; infiltration macrophages, heterophils (eosinophils), lymphocytes and mononuclear cells, at levels above 50%. Degeneration and necrosis of muscle fibers with vasculitis.
IV**	Granulomatous lesion; severe hyperplasia of fibrous connective tissue; infiltration of epithelioid cells, giant cells, fibroblasts, and occasionally heterophils (eosinophils).

*Categories described for live larvae exclusively; **categories described for degenerating larvae and live adults. Mild lesion: histopathological changes present in less than 25% of the ocular field (acute infection); moderate lesion: histopathological changes present in 25-50% of the ocular field (sub-acute infection); severe lesion: histopathological changes present in 50-100% of the ocular field (chronic infection).

degeneration of the parasite, severe hyperplasia of fibrous connective tissue, and infiltration of epithelioid cells, giant cells, fibroblasts, and occasionally heterophils (eosinophils) (category IV). Inflammatory reaction in human skin was characterized by a moderate to severe hyperplasia of fibrous connective tissue surrounding the parasite, infiltration of macrophages, heterophils (eosinophils), lymphocytes and mononuclear cells, at levels above 50%, as well as degeneration and necrosis of muscle fibers with vasculitis. At the epidermic level, necrosis, acanthosis and hyperkeratosis were present, while in the dermis, infiltration of lymphocytes, eosinophils, macrophages, and plasmatic

cells was recorded, producing an eosinophilic migratory panniculitis (categories III and IV), without encysting of the A₃L of *Gnathostoma* spp. (Fig. 3).

Adults collected in the stomachs of opossums and raccoons caused lesions of categories III and IV; these specimens also exhibited congestion, hemorrhages, and mineralization (Figs. 4, 5).

Discussion

In this study, we analyzed and compared the inflammatory reaction caused by larvae and adults of the



Figure 1. Skeletal muscle (me) of fish (*Petenia splendida*) with parasitic cyst (qp) and larva (A₃L) of *Gnathostoma* sp., encapsulated by connective tissue (category I lesion). Hematoxylin-eosin staining. Scale bar 100 μm.

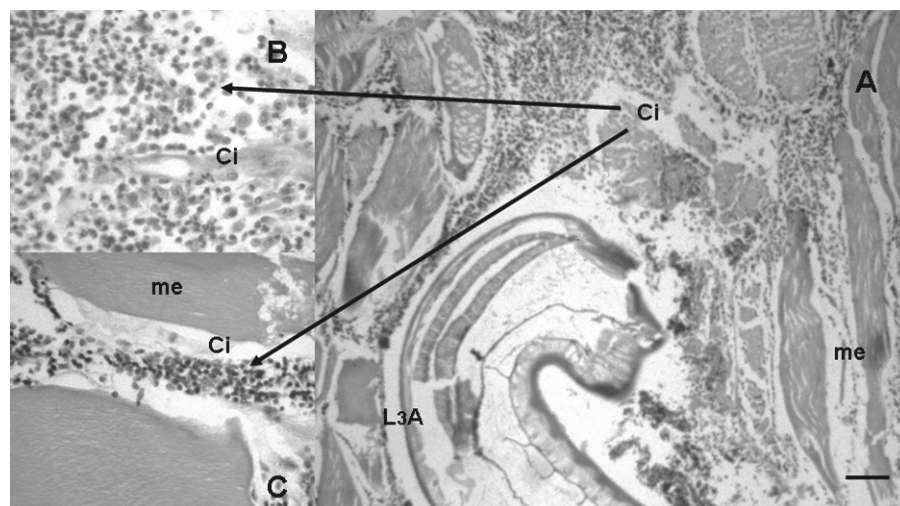


Figure 2. A), skeletal muscle (me) of bird (*Ardea alba*) with unencysted larva (A₃L) of *Gnathostoma* sp., exhibiting moderate to severe mixed inflammatory infiltration (Ci); B-C), inflammatory cells, mainly eosinophils, neutrophils and macrophages, muscle degeneration and necrosis (me) (categories II-III lesions). Hematoxylin -eosin staining. Scale bar 100 μ m.

3 species of *Gnathostoma* distributed in Mexico, i.e., *G. binucleatum* (adult in *Leopardus pardalis*), *G. lamothei* (adult in *Procyon lotor hernandesi*), and *G. turgidum* (adults in *Didelphis* spp., and *Philander opossum*). The specific identity of larvae found in fish, amphibians, reptiles, and birds could not be determined due to lack of morphometric traits in histological cross sections.

The inflammatory reaction and lesions caused by A₃L and adults of *Gnathostoma* spp., in all of the 10 vertebrate host species studied, including 1 human, are a complex response to the presence of the parasite, resulting in very different tissue alterations (categories I-IV, see Table 2). The A₃L of *Gnathostoma* sp. found in fish, amphibians, and reptiles causes a minimal response in these 3 hosts groups, because of the encystment of the A₃L in the skeletal muscle; this suggests an acute infection without tissue reaction by the host, allowing parasite survival and thus, continuation of its life cycle (Lamothe-Argumedo, 1997). In the bird species studied, the more frequent lesion categories correspond to II, III and IV, which agree with the findings of García-Márquez et al. (2001) in the same group of hosts. This inflammatory reaction is due to the number of larvae involved in the infection and to the role of birds as paratenic hosts of *Gnathostoma* larvae, accumulating a large number of nematodes through time (León-Règagnon et al., 2005).

The initial inflammatory and immunological response caused by the parasite is acute; it is characterized by cellular infiltration of eosinophils and neutrophils (heterophils in

birds, fishes, and reptiles) with phagocytic action and release of cytosine, leukotrienes, prostaglandins, etc. The release of chemical substances activates the cellular and humoral (IgE antibodies) immunological response. Finally, the chronic condition of the infection is distinguished by a granulomatous lesion (Mitchell et al., 2006).

The human inflammatory reaction to the presence of A₃L of *G. binucleatum* in the skin is an eosinophilic granulomatose panniculitis; this is caused by the erratic migration of the larvae through the dermis; similar results have been reported in human biopsies in Mexico (Magaña et al., 2004) and Ecuador (Ollague and Ollague, 1987), and by other *Gnathostoma* species in several Asian countries (e.g., Grobusch et al., 2000). In some cases, larvae can migrate to other organs such as brain, eyes, and liver, causing meningitis (Schmutzhard et al., 1988), retinopathies (Rao et al., 1999), and eosinophilic hepatitis (Seguchi et al., 1995), respectively.

The presence of adults of *G. turgidum* and *G. lamothei* infecting the stomach of opossum and raccoon, respectively, led to a granulomatous eosinophilic gastritis, (Categories III-IV); this condition was caused by the parasite migration to the stomach fundic region, to form an intraluminal nodule on the mucosa. This pathology has been observed in several definitive hosts such as domestic and feral cats (Mei et al., 2001; Beveridge et al., 1998), domestic dogs (Álvarez-Guerrero et al., 2012), raccoons (Almeyda-Artigas et al., 1994), Asiatic lions (Patel et al., 2000), domestic swine (Mei et al., 2001), wild boar

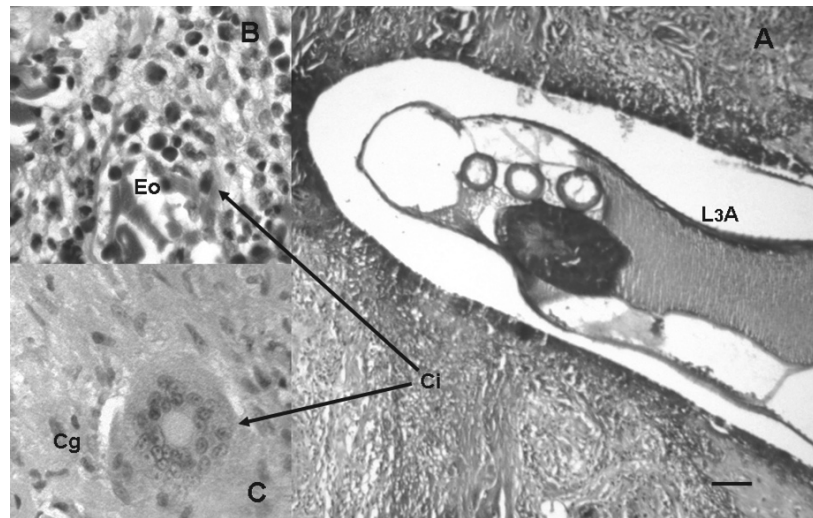


Figure 3. A), human skin with unencysted larva (A_3L) of *Gnathostoma* sp. in the dermis, exhibiting severe to granulomatous mixed inflammatory infiltration (Ci); B), inflammatory cells eosinophils (Eo) macrophages and lymphocytes; C), Giantcell (Cg) forming granuloma (Categories III-IV lesions). Masson's trichrome staining. Scale bar 100 μ m.

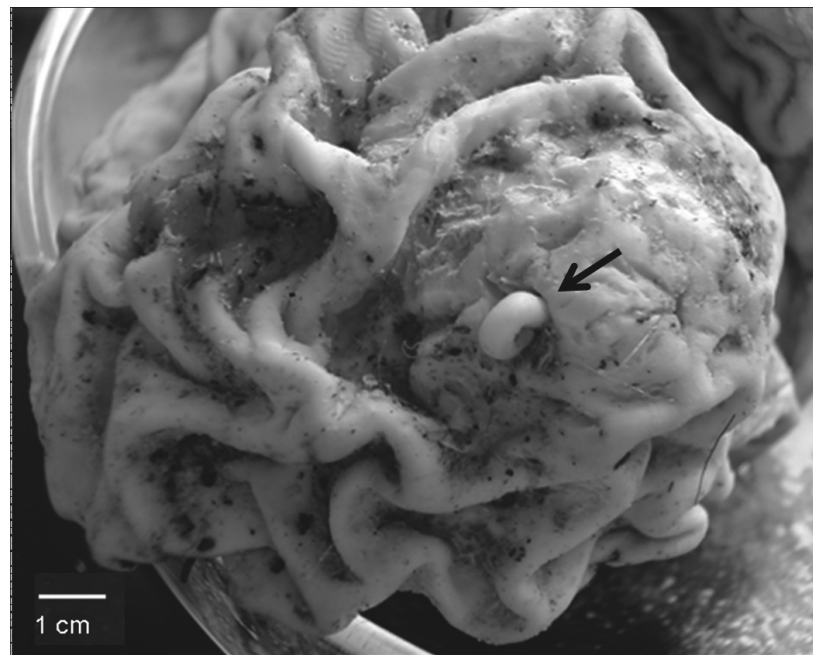


Figure 4. *Gnathostoma turgidum* embedded in the gastric mucosa of *Didelphis virginiana*. The worm is indicated by an arrow.

(Ishiwata et al., 1998), raccoons (Bertoni-Ruiz et al., 2005), and opossums (García-Márquez, 2005).

The histological damage produced by these nematodes is the result of 2 main parasitic mechanisms: 1) migration

through tissues of A_3L ; 2) enzymatic release which causes tissue degeneration, necrosis, and granulomas. The parasitized host reacts with a cellular immune response with production of cytokines such as interleukin (IL)-

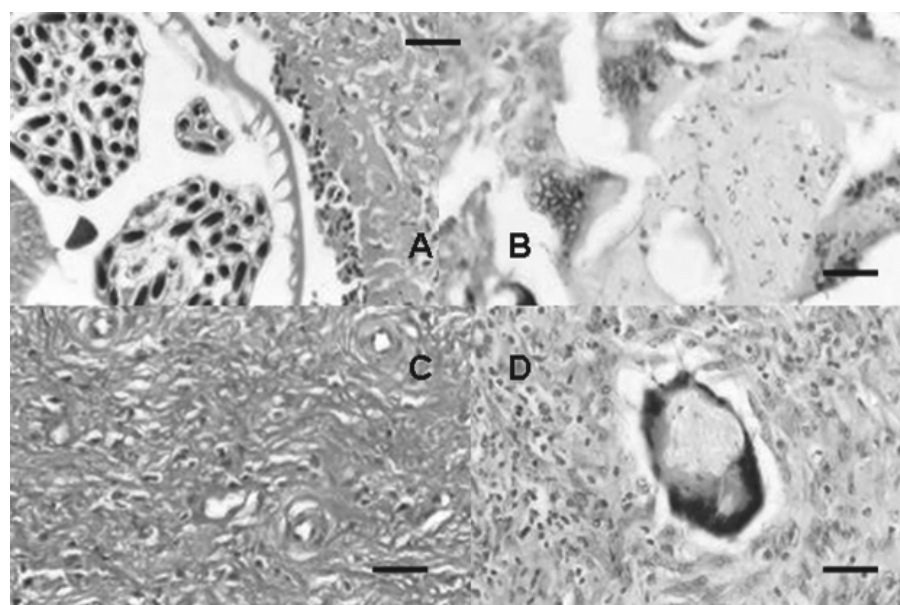


Figure 5. Gastric mucosa of *Didelphis virginiana*. A), adult female of *Gnathostoma turgidum* on the submucosa with inflammatory infiltration; B), foreign body giant cells; C), proliferation of fibrous connective tissue on the submucosa; D), necrosis and dystrophic mineralization with fibroplasia (categories III-IV lesions). Hematoxylin -eosin staining. Scale bar 100 µm.

type IL-4, IL-5, IL-10, and IL-13, as well as the colony stimulating granulocyte and monocyte factor (GM-CSF), which activate and stimulate the proliferation of cells, such as eosinophils, macrophages, monocytes, lymphocytes, plasmatic cells, epithelioid cells, giant cells, and fibroblasts (Cox and Liew, 1992). This condition promotes a tissue response and granuloma formation, originating a chronic infection due to the host immune response against the parasite or their secretions or excretions (Cox and Liew, 1992; Díaz-Camacho et al., 1998).

Host-parasite interaction determines the type of inflammatory reaction; the characterization of the different levels (categories) of this response, proposed by Vázquez-Núñez et al. (2004), is a useful guide to analyze microscopic features of the lesions caused by parasites as *Gnathostoma* spp. and provides a basic understanding of the general principles of the pathogenesis and pathology of gnathostomiasis.

Acknowledgements

This study was partially funded by Trust fund Ramón Álvarez Bullya Aldana, University of Colima to LJGM, and proj. PAPIIT-UNAM 221307 to VLR and RLA. Special thanks to Luis Antonio Morales Arreola for technical assistance and Dr. Messina-Robles, from the Departamento de Dermatología, Hospital General de Tepic, Secretaría de

Salud de Nayarit, for the donation of parasitized human tissue.

Literature cited

- Almeyda-Artigas, R. J., V. A. Acosta-Hernández, L. Alonso-Díaz, M. Castañeda-Sánchez and V. R. Zárate-Ramírez. 1994. First record of *Gnathostoma procyonis*, Chandler, 1942 in Mexico and note on larval *G. binucleatum* Almeyda-Artigas, 1991. *Research and Reviews in Parasitology* 54:93-98.
- Álvarez-Guerrero, C., M. A. Muñoz-Guzmán and F. Alba-Hurtado. 2012. Aspectos clínicos y de diagnóstico de la gnathostomosis experimental canina. *Veterinaria México* 43:17-28.
- Ashizawa, H., G. Kugi, M. Usui, D. Nosaka, S. Tatemaya and K. Owada. 1979. *Gnathostoma nipponicum* infection in weasels captured in Oita Prefecture, Japan. Result of a survey in the 1978 shooting seasons. *Bulletin of the Faculty of Agriculture, Miyasaki University* 26:291-297.
- Barua, P., N. Hazarika, N. Barua, C. Barua and B. Choudhur. 2007. Gnathostomiasis of the anterior chamber. *Indian Journal of Medical Microbiology* 25:276-278.
- Berton-Ruiz, F., L. García-Prieto, D. Osorio-Sarabia and V. León-Règagnon. 2005. A new species of *Gnathostoma* (Nematoda: Gnathostomidae) in *Procyon lotor henningsi* from Mexico. *Journal of Parasitology* 91:143-149.
- Beveridge, I., P. Presidente and J. Arundel. 1998. *Gnathostoma spinigerum* infection in a feral cat from New South Wales. *Australian Veterinary Journal* 54:46-48.

- Cox, F. and E. Liew. 1992. T cell subsets and cytokines in parasitic infections. *Parasitology Today* 8:371-378.
- Díaz-Camacho, S. P., M. Zazueta-Ramos, E. P. Torrecillas, I. O. Ramirez, R. C. Velázquez, A. F. Gaxiola, J. B. Heredia, K. Willms, H. Akahane, K. Ogata and Y. Nawa. 1998. Clinical manifestations and immunodiagnosis of gnathostomiasis in Culiacán, México. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 59:908-915.
- García-Márquez, L. J. 2005. Estudio de la Gnatostomiasis en el Estado de Colima, México. Tesis, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad de Colima. Colima. 101 p.
- García-Márquez, L. J., S. P. Díaz-Camacho and D. Osorio-Sarabia. 2001. Reacción inflamatoria causada por larvas de *Gnathostoma* spp. (Nematoda: Gnathostomatidae) en músculos de aves ictiófagas de México. *Veterinaria México* 32:265-270.
- García-Márquez, L. J., R. Lamothe-Argumedo, D. Osorio-Sarabia, L. García-Prieto and V. León-Règagnon. 2009. Morphological and molecular identification of *Gnathostoma binucleatum* (Nematoda: Gnathostomatidae) advanced third stage larvae (A₃L) in the state of Colima, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80:867- 870.
- Grobusch, M. P., F. Bergmann, D. Teichmann and E. Klein. 2000. Cutaneous gnathostomiasis in a woman from Bangladesh. *International Journal of Infectious Diseases* 4:51-54.
- Ishiwata, K., S. P. Díaz-Camacho, Y. Horii, N. Nawa and Y. Nawa. 1998. Gnathostomiasis in wild boars from Japan. *Journal Wildlife Diseases* 34:155-157.
- Lamothe-Argumedo, R. 1997. Hospederos definitivos, intermediarios y paraténicos de *Gnathostoma* en Veracruz y Oaxaca. *Cuadernos Mexicanos de Zoología* 3:22-28.
- Lamothe-Argumedo, R. 2003. La gnatostomiasis en México: un problema de salud pública. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 74:99-103.
- Lamothe-Argumedo, R. 2006. Gnatostomiasis ocular humana. Casos registrados en todo el mundo entre 1937 y 2005. *Revista Mexicana de Oftalmología* 80:185-190.
- León- Règagnon, V., D. Osorio-Sarabia, L. García-Prieto, R. Lamothe-Argumedo, F. Bertoni-Ruiz and A. Ocegüera-Figueroa. 2005. New host records of the nematode *Gnathostoma* sp. in Mexico. *Parasitology International* 54:51-53.
- León-Règagnon, V., D. Osorio-Sarabia, L. García-Prieto, H. Akahane, R. Lamothe-Argumedo, M. Koga, M. Messina-Robles and C. Álvarez-Guerrero. 2002. Study of the ethiological agent of gnathostomosis in Nayarit, Mexico. *Parasitology International* 51:201-204.
- Magaña, M., M. Messina-Robles, F. Bustamante and J. Cazarín. 2004. Gnathostomiasis: Clinicopathologic Study. *American Journal of Dermatopathology* 26:91-95.
- Mei, C., C. Qingquan, Y. Xiangqun and L. Xiumin. 2001. The pathogenicity of *Gnathostoma hispidum* to swine. *Chinese Journal of Zoonoses* 17:94-95.
- Mitchell, R., V. Kumar, A. Abbas, and N. Fausto. 2006. Pocket companion to Robbins and Cotran pathologic basis of disease. Elsevier-Saunders, Massachusetts. 801 p.
- Nayar, K. N. M., P. T. Georgekutty, A. M. Jalaluddin and P. J. Philip. 1978. Gnathostomiasis in a dog: a case report. *Kerala Journal of Veterinary Science* 9:35-37.
- Ollague, W. and J. Ollague. 1987. Histologic chronology of eosinophilic migratory nodular panniculitis (gnathostomiosis). *Medicina Cutánea Ibero-latino-americana* 15:85-88.
- Patel, P. V., A. I. Patel, R. H. Sabapara, J. J. Hasnani and S. K. Singh. 2000. Gnathostomosis in an Asiatic lion (*Panthera leo persica*): a case report. *Journal of Veterinary Parasitology* 14:179-180.
- Pérez-Álvarez, Y., L. García-Prieto, D. Osorio-Sarabia, R. Lamothe-Argumedo and V. León- Règagnon. 2008. Present distribution of the genus *Gnathostoma* (Nematoda: Gnathostomatidae) in Mexico. *Zootaxa* 1930:39-55.
- Prophet, E. B., B. Mills, J. B. Arrington and L. H. Sobin (Eds). 1992. AIFP Laboratory methods in histotechnology, Armed Forces Institute of Pathology, American Registry of Pathology, Washington, D. C. 247 p.
- Rao, V. A., T. Pravin and S. C. Parija. 1999. Intracameral gnathostomiasis: a first case report from Pondicherry. *Journal of Communicable Diseases* 31:197-198.
- Schmutzhard, E., P. Boongird and A. Vejajiva. 1988. Eosinophilic meningitis and radiculomyelitis in Thailand, caused by CNS invasion of *Gnathostoma spinigerum* and *Angiostrongylus cantonensis*. *Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry* 51:80-87.
- Seguchi, K., M. Matsuno, H. Kataoka, T. Kobayashi, H. Maruyama, H. Itoh, M. Kono and Y. Nawa. 1995. A case report of colonic ileus due to eosinophilic nodular lesions caused by *Gnathostoma doloresi* infection. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 53:263-266.
- Vázquez-Núñez, R., J. Ramírez-Lezama, D. Osorio Sarabia, L. A. Chávez-Soriano and F. Constantino-Casas. 2004. Lesiones causadas por helmintos del aparato digestivo en peces estuarinos de la Laguna de Tres Palos, Guerrero, México. *Veterinaria México* 35:369-378.
- Vivar-Díaz, N. 2010. Manual de procedimientos en anatomía patológica. Roche, Quito, Ecuador. 92 p.



Las cactáceas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México: estimación de la calidad del muestreo

The cacti of the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico: estimation of the quality of sampling

César Miguel-Talonia, Oswaldo Téllez-Valdés[✉] y Miguel Murguía-Romero

Laboratorio de Recursos Naturales. Unidad de Biotecnología y Prototipos. Laboratorio 7. Unidad de Biomedicina. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM, Av. de los Barrios 1, Los Reyes Iztacala, 54090, Tlalnepantla de Baz, Estado de México, México.

[✉] tellez@servidor.unam.mx

Resumen. El Valle de Tehuacán-Cuicatlán (VTC) es conocido, entre otros motivos, por la riqueza y endemismo de cactáceas que alberga, pero ¿cómo se distribuye esta familia en el VTC, los registros disponibles de éstas son representativos de su distribución geográfica? Los objetivos del presente trabajo son describir la distribución espacial de las especies de cactáceas en el VTC y estimar la calidad del muestreo. Con base en la incidencia de las especies dentro de unidades geográficas operativas (UGO) de 5 minutos de longitud y latitud, y mediante técnicas de la biogeografía cuantitativa, se construyó un mapa de la riqueza de especies y se calculó el tamaño del área de distribución de cada una. Se estimó la riqueza de la familia Cactaceae y se evaluó la calidad del muestreo de cada UGO con el estimador no paramétrico Chao2. Se encontró: 1) una concentración alta (63.4%) de especies en la subregión Valle de Zapotitlán; 2) una riqueza observada de 71 especies en todo el VTC y una riqueza estimada de 76 especies; 3) 53% del total de UGO (85 de 159) con adecuada calidad de muestreo (estimación de calidad > 75%), y 4) 63.4% de las especies (45 de 71) con distribución restringida en menos del 10% dentro del área de estudio.

Palabras clave: biogeografía cuantitativa, Cactaceae, estimación de riqueza, tamaño del área de distribución.

Abstract. Cacti richness and endemism from Tehuacán-Cuicatlán Valley (VTC) is well known but the quality sampling is not. The aim of this work was to describe the distribution of cacti species in the VTC and assess the quality sampling. We generated a species richness map and estimated the distribution area for every species, with the aid of quantitative biogeography techniques based on species incidence records within Operative Geographic Units (OGU). We used a grid of 159 OGUs (cells 5' longitud x 5' latitude). Cacti richness and quality sampling in each OGU was assessed with the Chao2 non-parametric estimator. Results indicated: 1) high (63.4%) species concentration in the subregion of Zapotitlán Valley; 2) a richness of 71 species in the VTC and a total estimated richness of 76 species; 3) an adequate quality sampling (> 75%) in 53% (85 out of 159) of the total of OGU; and 4) a restricted distribution in 63.4% (45 out of 71) of species in at least less than 10% of VTC area.

Key words: quantitative biogeography, Cactaceae, richness estimation, distribution range size.

Introducción

Las especies de las familias Agavaceae, Cactaceae, Fouquieriaceae, Nolinaceae, por referir algunas, se restringen principalmente a ambientes áridos o semiáridos. Por su tamaño, muchas de esas especies son sobresalientes fisonómicamente y, otras, aunque tienen tallas pequeñas, son abundantes. Ambos escenarios contribuyen a la riqueza florística y paisajística de su área de distribución.

El caso de las cactáceas es particularmente interesante, ya que, además de habitar en zonas áridas, las especies de esta familia han podido establecerse en otros tipos de

vegetación como matorral de dunas (Torres et al., 2010), bosque tropical caducifolio, bosques templados, entre otros (Rzedowski, 2006).

La familia Cactaceae es originaria del continente americano (Anderson, 2001). Sin embargo, presenta su máxima diversidad e importancia en el territorio mexicano (Hernández y Godínez, 1994) con alrededor de 670 especies, de las cuales cerca del 80% son endémicas del país (Guzmán, 2009). Tal riqueza no se distribuye homogéneamente; por lo tanto, existen zonas específicas que ostentan una notable riqueza. Ejemplo de ello es el Valle de Tehuacán-Cuicatlán (VTC), el cual cuenta con una alta diversidad biológica (Dávila et al., 2002) y también es una de las 3 zonas semiáridas de México con mayor número de elementos endémicos (Villaseñor et al.,

Recibido: 23 abril 2012; aceptado: 05 diciembre 2013

1990; Rzedowski, 1991; Dávila et al., 1995). Debido a lo anterior, es de importancia el estudio de la distribución geográfica de las especies al interior de estos centros de alta diversidad.

La biogeografía se encarga de estudiar la distribución de los seres vivos en contextos tanto espaciales como temporales (Morrone y Crisci, 1995; Zunino y Zullini, 2003). Particularmente, la biogeografía cuantitativa—definida como el uso de métodos computacionales que generalmente requieren el uso de algún software especializado—ayuda a responder preguntas biogeográficas y, aunque su objetivo es establecer relaciones de similitud entre las unidades geográficas operativas (OGU, por sus siglas en inglés; Crovello, 1981; Birks, 1987), también es útil para dilucidar patrones de distribución de los taxa (Murguía y Rojas, 2001), especialmente de su riqueza (Miguel-Talonia, 2011).

Los objetivos del presente estudio son describir la distribución de la familia Cactaceae dentro de los límites del VTC, así como determinar el tamaño del área de distribución de sus especies para, finalmente, evaluar la calidad de muestreo de los registros en las bases de datos mediante herramientas de la biogeografía cuantitativa.

Materiales y métodos

Área de estudio. El VTC ocupa porciones de los estados de Puebla y Oaxaca (Fig. 1), en lo que se denomina Provincia Florística Tehuacán-Cuicatlán, que pertenece a la Región

Xerofítica Mexicana del Reino Neotropical (Rzedowski, 2006). Dentro de este Valle se encuentra la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán (RBTC), decretada en 1998 como Área Natural Protegida (DOF, 1998). La compleja geomorfología del VTC tiene un intervalo altitudinal que va desde los 400 hasta los 3 200 m snm, aproximadamente. En cuanto al clima, predominan los del tipo seco, seguidos por el templado subhúmedo de las partes altas. La aridez del VTC es originada por el efecto de sombra orográfica de la sierra Zongolica que forma parte de la sierra Madre del Sur. En lo que respecta a la vegetación, al norte del Valle predomina el bosque tropical caducifolio después del matorral xerófilo, mientras que en las partes elevadas del sur existe bosque de pino-encino y pequeñas porciones de bosque mesófilo de montaña (Arriaga et al., 2000). Valiente-Banuet et al. (2000) han reconocido 29 asociaciones vegetales, de las cuales, 9 están dominadas fisonómicamente por alguna(s) de las siguientes cactáceas columnares: *Cephalocereus columna-trajani*, *Escontria chiotilla*, *Neobuxbaumia macrocephala*, *N. mezcalaensis*, *N. tetetzo*, *Pachycereus fulviceps*, *P. weberi*, *Polaskia chichipe*, *Stenocereus stellatus* y *S. dumortieri*. De acuerdo con Arias et al. (2012) en el VTC existen 86 especies de cactáceas que pertenecen a 28 géneros.

Base de datos. Se generó una base de datos con 2 448 registros de cactáceas obtenidos de la Red Mundial de Información sobre la Biodiversidad (Remib) y la base de datos de la FES-Iztacala sobre la distribución de la flora de la RBTC.

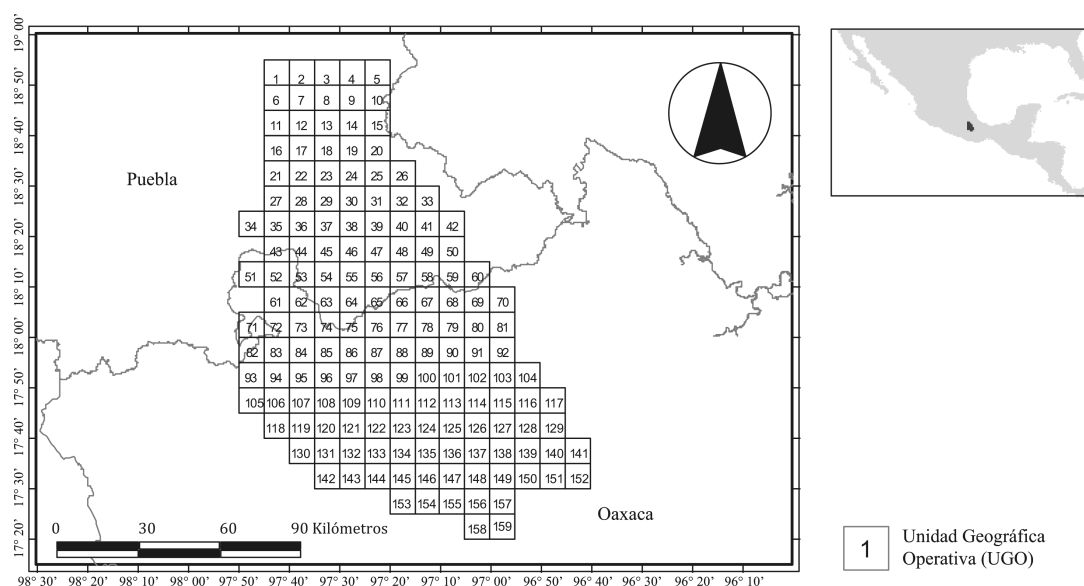


Figura 1. Unidades geográficas operativas (UGO) del Valle de Tehuacán-Cuicatlán definidas en el estudio. Cuadros de 5' latitud x 5' longitud.

Unidades geográficas operativas (UGO). La zona de estudio se dividió en 159 UGO de 5 minutos de longitud por 5 minutos de latitud (Fig. 1). Se elaboró una matriz de presencia-ausencia en la base de datos con 159 UGO y 71 especies, en donde cada entrada estuvo constituida por 0 o 1 que representan ausencia o presencia de las especies en cada UGO, respectivamente.

Distribución geográfica, estimación de la riqueza y calidad del muestreo. La diversidad alfa definida como el número de especies presentes en cada UGO se determinó al sumar todas las presencias de cada UGO en la matriz y se generó un mapa. Posteriormente, se estimó la riqueza de la familia con el índice no paramétrico Chao2 (Colwell y Coddington, 1994), el cual se obtiene mediante la igualdad $S_{est} = S_{obs} + Q_1^2 / 2Q_2$, en donde S_{est} es la riqueza estimada, S_{obs} es la riqueza observada, Q_1 es el número de especies cuya distribución abarca una UGO y Q_2 es el número de especies que su distribución abarca exactamente 2 UGO. Después se estimó la calidad del muestreo (E_s) con el índice propuesto por Murguía y Villaseñor (2000) que involucra dividir la riqueza observada entre la estimada. Para ello, cada UGO se dividió en 9 cuadros para estimar la riqueza dentro de cada unidad de análisis, dicha estimación se realizó con la fórmula Chao2 corregida (Colwell, 2009). Finalmente, con los resultados se generó un mapa de la calidad del muestreo de cactáceas dentro del VTC.

Tamaño del área de distribución. Basado en la lógica de las variables Q_1 y Q_2 del índice de Chao2 se calcularon las variables Q_3 , Q_4 , Q_5 , ..., Q_n para establecer el tamaño del área de distribución de las especies de cactáceas en relación con el número de UGO, como es sugerido por Rapoport (1975).

Resultados

En la base de datos se encontraron 71 especies de cactáceas, de las cuales 18 son endémicas al VTC (Cuadro 1). El mapa de la riqueza muestra una distribución heterogénea (Fig. 2), 44 de las 159 UGO no tienen registro alguno, por otro lado, entre las 115 UGO restantes la riqueza varía notablemente, de tal forma que hay UGO que contienen de 1 a 3 especies y UGO con más de 30. Las UGO con mayor diversidad alfa son las número 30, 46, 38, 45 y 54 con 37, 33, 30, 29 y 27 especies, respectivamente, ubicadas en los municipios Tehuacán, Zapotitlán y Caltepec en la entidad de Puebla. De manera general, las cactáceas ocupan alrededor del 70% del VTC (Fig. 2) y la estimación de su riqueza es de 76 especies según el índice empleado. La región “Valle de Zapotitlán y La Cañada” constituida por 26 UGO (Miguel-Talonia, 2011) alberga 55 de las 71 especies, es decir, el 77.5% de las familias se distribuye en el 16.4% del área de estudio. Los géneros con

mayor número de especies son *Mammillaria* (21 especies) y *Opuntia* (13) (Cuadro 1).

El análisis de la calidad del muestreo de especies, cuyos registros están vertidos en las bases de datos, mostró que 103 UGO (89.6% del área de estudio) tienen valores superiores a 0.5 (Cuadro 2), de éstas sólo 53 presentan el máximo valor posible (= 1; Fig. 3).

En cuanto al tamaño del área de distribución, se observa un patrón en el que hay varias especies con distribución restringida y pocas con distribución menos reducida, comparativamente. En general, 63.4% de las especies (45 de 71) tienen distribución restringida en menos del 10% de la superficie del VTC. La familia incluye 14 especies que su distribución abarca menos de 2 UGO (72 km²; Fig. 4). Dentro de este grupo *Mammillaria supertexta*, *M. hernandezii* y *Opuntia tehuacana* son especies endémicas al VTC y su distribución comprende solamente una UGO; mientras que las especies con mayor distribución son *M. haageana* (en 47 UGO), *Ferocactus recurvus* (42 UGO), *O. pilifera* (41 UGO), *Coryphantha pallida* (36 UGO), *M. carnea* (35 UGO) y *Myrtillocactus geometrizans* (35 UGO) (Cuadro 1).

Discusión

Recientemente, se ha publicado un trabajo que incluye mapas de la distribución de cactáceas mexicanas a nivel de país cuyo análisis está basado en cuadros con una resolución de 30' de longitud y latitud (Hernández y Gómez-Hinostrosa, 2011). En dicho trabajo se destaca al VTC como una de las zonas con mayor concentración de especies de cactáceas, a pesar de no incluir géneros con abundantes especies como lo son *Mammillaria* y *Coryphantha*. No obstante, estos 2 géneros tienen varias especies distribuidas dentro del VTC, por ejemplo, 21 especies de *Mammillaria* constituyen cerca del 30% de las cactáceas del valle. Además, la resolución del análisis en ese estudio no permite apreciar la distribución de las especies dentro del VTC con mayor detalle como se muestra en la presente investigación (Fig. 2).

Con los registros obtenidos de las bases de datos se reconoce que la familia Cactaceae está presente en la mayor parte del VTC (72.32%), debido a que sus especies habitan también otros tipos de vegetación diferentes al matorral xerófilo, pero en este suelen ser elementos dominantes fisonómicamente (Osorio et al., 1996; Valiente-Banuet et al., 2000). La distribución de las cactáceas a nivel de familia muestra un patrón definido por su riqueza puntual, en el cual las UGO con los valores más altos de diversidad alfa están concentradas desde el norte del VTC, en el Valle de Zapotitlán, con una prolongación por la parte oriental hasta la parte sur del VTC (Fig. 2), en lo que Serrano-

Cuadro 1. Tamaño del área de distribución de las especies de cactáceas del VTC (distribución: número de UGO). *Especies endémicas

<i>Especie</i>	<i>Distribución</i>	<i>Especie</i>	<i>Distribución</i>
<i>Mammillaria haageana</i>	47	<i>Cylindropuntia leptocaulis</i>	8
<i>Ferocactus recurvus</i> *	42	<i>Cylindropuntia rosea</i>	8
<i>Opuntia pilifera</i>	41	<i>Neobuxbaumia macrocephala</i> *	8
<i>Coryphantha pallida</i>	36	<i>Mammillaria discolor</i>	7
<i>Mammillaria carnea</i>	35	<i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i>	7
<i>Myrtillocactus geometrizans</i>	35	<i>Peniocereus viperinus</i> *	7
<i>Opuntia pubescens</i>	34	<i>Stenocactus crispatus</i>	7
<i>Escontria chiotilla</i>	32	<i>Opuntia hyptiacantha</i>	6
<i>Stenocereus pruinosus</i>	32	<i>Mammillaria kraehenbuehlii</i>	5
<i>Pilosocereus chrysacanthus</i>	31	<i>Mammillaria pectinifera</i> *	5
<i>Pachycereus weberi</i>	27	<i>Mammillaria polyedra</i>	5
<i>Mammillaria sphaelata</i> *	25	<i>Opuntia streptacantha</i>	5
<i>Opuntia depressa</i>	25	<i>Ferocactus macrodiscus</i>	3
<i>Marginatocereus marginatus</i>	24	<i>Mammillaria crucigera</i> *	3
<i>Mammillaria mystax</i>	20	<i>Mammillaria flavicentra</i>	3
<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>	20	<i>Mammillaria huitzilopochtli</i> *	3
<i>Opuntia huajuapensis</i>	20	<i>Mammillaria napina</i>	3
<i>Stenocereus stellatus</i>	19	<i>Mammillaria solisioides</i>	3
<i>Opuntia decumbens</i>	18	<i>Mammillaria zephyranthoides</i>	3
<i>Stenocereus dumortieri</i>	18	<i>Nyctocereus serpentinus</i>	3
<i>Coryphantha calipensis</i> *	17	<i>Stenocereus treleasei</i>	3
<i>Echinocactus platyacanthus</i>	17	<i>Aporocactus martianus</i>	2
<i>Ferocactus flavovirens</i> *	17	<i>Cylindropuntia imbricata</i>	2
<i>Lemaireocereus hollianus</i> *	17	<i>Cylindropuntia kleiniae</i>	2
<i>Mammillaria dioxanthocentron</i> *	17	<i>Mammillaria uncinata</i>	2
<i>Pseudomitrocereus fulviceps</i> *	16	<i>Opuntia parviclada</i> *	2
<i>Cephalocereus columna-trajani</i> *	15	<i>Pachycereus grandis</i>	2
<i>Ferocactus robustus</i> *	15	<i>Disocactus ackermannii</i>	1
<i>Opuntia velutina</i>	15	<i>Disocactus macranthus</i>	1
<i>Polaskia chichipe</i>	15	<i>Mammillaria duoformis</i>	1
<i>Opuntia lasiacantha</i>	12	<i>Mammillaria hernandezii</i> *	1
<i>Coryphantha retusa</i>	11	<i>Mammillaria karwinskiana</i>	1
<i>Ferocactus haematacanthus</i>	11	<i>Mammillaria supertexta</i>	1
<i>Myrtillocactus schenckii</i>	10	<i>Mammillaria varieaculeata</i>	1
<i>Opuntia tomentosa</i>	10	<i>Opuntia tehucana</i> *	1
<i>Polaskia chende</i> *	10		

Estrada (2010) y Miguel-Talonia (2011) denominaron “Valle de Zapotitlán y La Cañada” en los trabajos sobre regionalización biogeográfica con base en la distribución potencial de cactáceas columnares y la distribución de plantas perennes, respectivamente. Esta distribución es explicada por la afinidad a zonas áridas que la mayoría de las cactáceas presenta. De acuerdo con Hernández y Godínez (1994), las regiones con mayor número de especies de cactáceas amenazadas en México coinciden con sus zonas áridas y semiáridas. Además, el hecho de haber UGO con pocas especies influye de manera favorable en el recambio de especies, al respecto Arita y Rodríguez (2001) refieren que los valores bajos en la diversidad alfa propician una elevada diversidad beta.

La diversidad gama del VTC, entendida como el

número de especies presentes en toda el área de estudio, es de 71 especies. La diferencia entre la diversidad gama (71) y la riqueza estimada (76) indica el número de especies que probablemente aún no está contemplado en las colecciones y bases de datos, en otras palabras, teóricamente faltan 5 especies de cactáceas por describir dentro de los límites del VTC.

Es evidente un patrón de agregación de UGO con elevada diversidad alfa; sin embargo, es indispensable evaluar un factor que interviene en el conocimiento de la distribución de las especies ligado al esfuerzo de recolecta en los análisis biogeográficos –que dan prioridad a la información espacial–. Murguía y Villaseñor (2000) proponen la evaluación de la calidad del muestreo, análisis basado en estimación de riqueza. Otros trabajos, como los

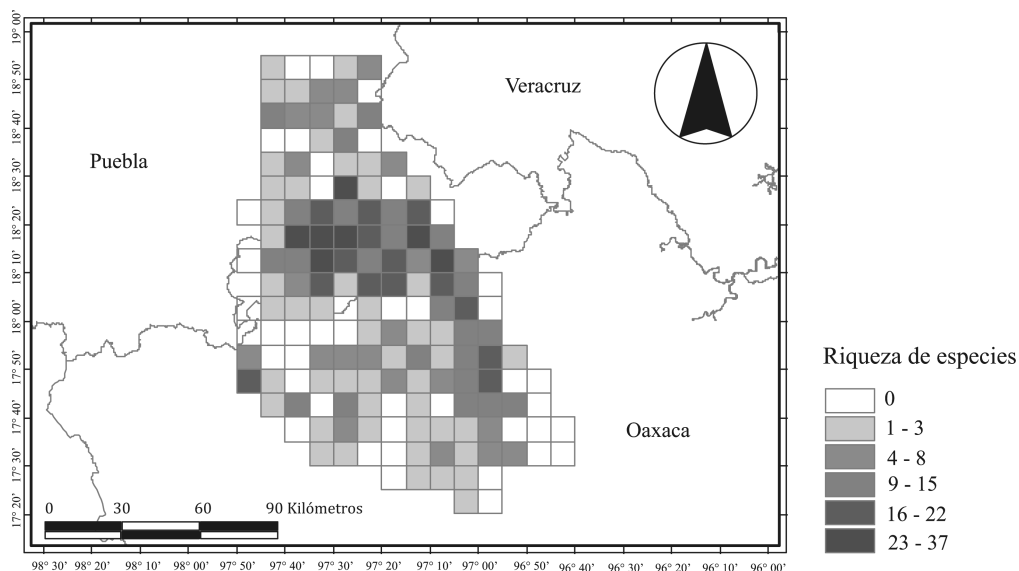


Figura 2. Distribución y diversidad alfa de la familia Cactaceae en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Cuadros de 5' latitud x 5' longitud.

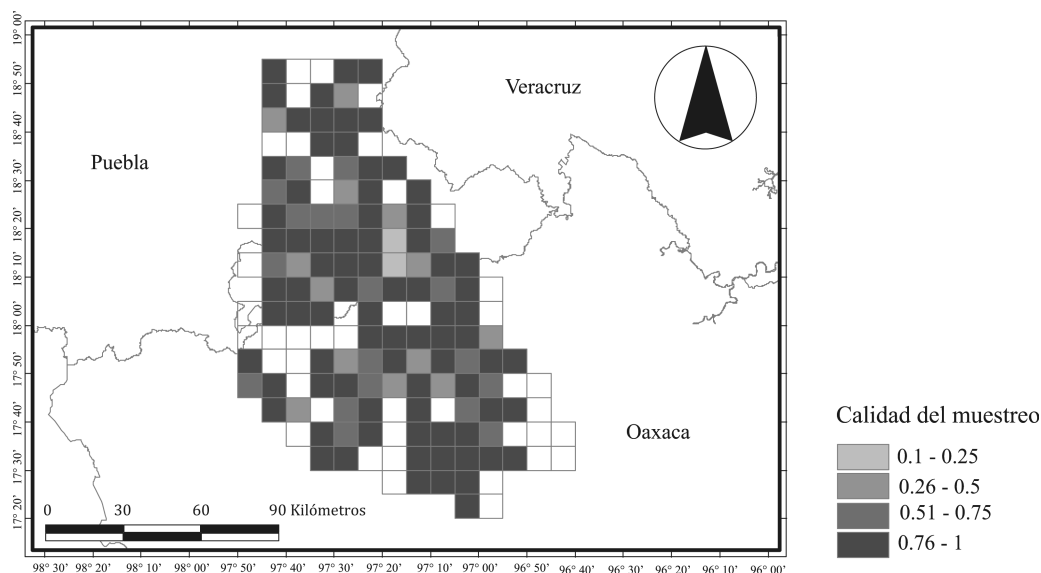


Figura 3. Estimación de la calidad del muestreo de cactáceas en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán representadas en las bases de datos. Cuadros de 5' latitud x 5' longitud.

de Soberón et al. (2007) y García et al. (2012), también recurren a la riqueza de especies y a su estimación para evaluar la calidad de la información disponible en las bases de datos. La importancia de dicho análisis consiste en proporcionar un soporte a la distribución biogeográfica, es decir, indica que los registros almacenados en las bases de datos son suficientes en la resolución empleada para representar espacialmente a las cactáceas en el VTC.

Los resultados de la calidad del muestreo revelan una adecuada representatividad de cactáceas en las bases de datos, puesto que el 89.5% del conjunto de UGO que comprende la distribución de la familia tiene un valor de E_s igual o mayor a 0.5, la mitad del rango posible. Cincuenta y cinco UGO presentan valores de 1; o sea, la riqueza observada dentro de la UGO es igual a la riqueza esperada en esa unidad de análisis. En general, las UGO con poca

Cuadro 2. Frecuencia de UGO por calidad de muestreo

Estimación de riqueza (%)	Número de UGO's
1 - 25	2
26 - 49	10
50 - 75	22
76 - 100	81

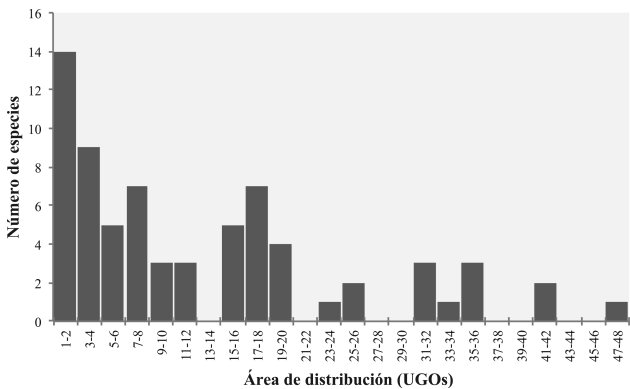


Figura 4. Frecuencia de tamaños de áreas de distribución de las especies de cactáceas.

riqueza son las que mantienen los mejores valores para la calidad del muestreo. En este caso, es pertinente referir que en el VTC hay zonas con ambientes templados, las cuales albergan bosques de *Pinus*, *Quercus*, *Abies* e incluso bosque mesófilo de montaña, en donde difícilmente se recolectan o registran especies de Cactaceae en forma significativa. No obstante, las UGO 30 y 57, ubicadas en ambientes áridos, presentan alta riqueza, pero sus valores de calidad de muestreo son bajos.

La carencia de información en algunas de las UGO sugiere que no existe una recolecta con una cobertura lo suficientemente amplia, como para encontrar especies distribuidas en más de un punto en las bases de datos. McLaughlin (1995) señala que algunas floras no son muestras uniformes por diversas razones, entre las que destaca: la cobertura del muestreo, el esfuerzo de colecta y la diversidad del hábitat. Este último aspecto se traduce en una variedad ambiental amplia, especialmente fisiográfica, que conlleva a encontrar sitios inaccesibles en donde el investigador no puede recolectar como se constata en las zonas montañosas del VTC. Como ejemplo, en la figura 5 se observa que las UGO 45 y 46 tienen una adecuada calidad del muestreo (> 0.75), debido, seguramente a la presencia de caminos que facilitan el trabajo de campo; además, cabe apuntar que el Valle de Zapotitlán (relacionado con la UGO 46) es una de las zonas más estudiadas

florísticamente (Osorio et al., 1996; Valiente-Banuet et al., 2000). La UGO 42 no tiene registros de cactáceas (Figs. 2 y 5), ya que es una zona con vegetación propia de climas templados en donde la presencia de cactáceas se reduce considerablemente o éstas no existen; en el caso de esa UGO se aprecia la ausencia de caminos como otro aspecto que influye en el conocimiento de la riqueza de especies y, por tanto, de la calidad del muestreo. Las actividades económicas primarias –como los cultivos– sustituyen a la vegetación nativa, por ejemplo, los cultivos de caña, maíz, frijol y otras hortalizas entre los poblados de Ajalpan y Altepeixi (UGO 40); en este sentido, resulta trascendental si en un futuro se actualizan las bases de datos con la entrada de información que refleje la sustitución de la biodiversidad por aquella propiciada por las actividades humanas.

A partir de los estudios areográficos surgen generalizaciones en biogeografía relacionadas con las áreas de distribución. Una de ellas plantea que hay un gran número de especies con distribución en áreas pequeñas y un número reducido de especies que ocupan áreas amplias, lo que Rapoport (1975) describe como distribución de tamaños. Tal patrón está documentado en la flora nativa del occidente de Estados Unidos (McLaughlin, 1995), los mamíferos terrestres y quirópteros continentales mexicanos (Arita et al., 1997), las asteráceas de Zacatecas (Balleza et al., 2005) y, recientemente en la flora del VTC (Miguel-Talonia, 2011). En el presente trabajo de investigación se encuentra un patrón similar (Fig. 4), en el cual 16 especies de cactáceas nativas abarcan menos de 2 UGO y 1 especie, *M. haageana*, ocupa 47 UGO (Cuadro 1).

El tamaño del área de distribución se usa para determinar la rareza de las especies (Arita y Rodríguez, 2001) puesto que focaliza los taxones con distribución limitada. Arita et al. (1997) citan que la rareza medida por el tamaño del área de distribución provee un criterio alternativo para preservar la biodiversidad independiente a la riqueza de especies. Por otro lado, Gómez-Hinostrosa y Hernández (2000) refieren, en su trabajo sobre cactáceas de la región de Mier y Noriega en el Desierto Chihuahuense, que el cálculo de la *expansión geográfica* junto con otros parámetros es una opción para evaluar el grado de vulnerabilidad de las especies. Balleza et al. (2005) consideran como raras a las especies que sólo se distribuyen en 1 UGO del estado de Zacatecas. Sin embargo, una forma adecuada de considerar la rareza de una especie es tomar en cuenta la extensión total de la distribución de los taxones, aunque quienes toman en cuenta esta última propuesta usan la mediana aritmética para diferenciar a las especies con distribución amplia de las de distribución restringida (Arita et al., 1997; Gómez-Hinostrosa y Hernández, 2000). Por ejemplo, si se considera esta medida para el presente estudio (mediana=

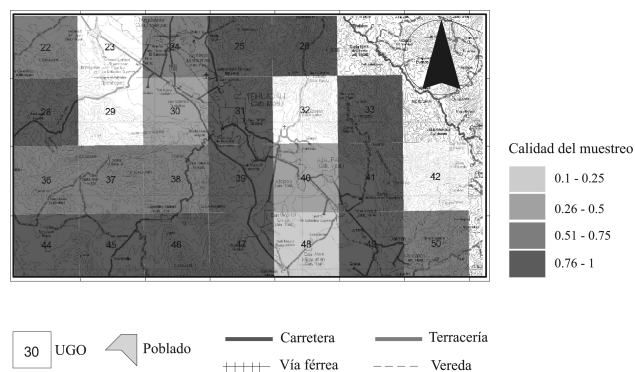


Figura 5. Factores que intervienen en la calidad del muestreo: caminos, poblados, sitios inaccesibles.

10) se obtienen 38 especies con distribución restringida dentro del VTC. No obstante, parte de ese grupo de cactáceas lo constituyen especies que no necesariamente son ‘raras’ en términos de distribución geográfica, como *Cylindropuntia imbricata* (2 UGO), *Pachycereus grandis* (2 UGO), *M. zephyranthoides* (3 UGO), puesto que su distribución va más allá de los límites del VTC, incluso de los estados de Puebla y Oaxaca (Guzmán et al., 2003). El término ‘distribución amplia’ dentro del VTC es relativo, ya que la cactácea con mayor distribución (*M. haageana*) es encontrada en 47 UGO, correspondientes al 40.86% del área de distribución de la familia y el 29.55% del área de estudio. En este sentido, es conveniente referirse a la amplitud distribucional de un taxón comparándolo con la de otro; por ejemplo, *M. hernandezii*, *M. huitzilopochtli*, *M. crucigera*, *M. pectinifera* y *O. tehuacana* tienen una distribución más restringida que otros miembros de la familia Cactaceae y, además, son elementos endémicos al VTC (Cuadro 1).

En resumen cabe enfatizar que: los datos obtenidos de las bases de datos, procesados mediante las herramientas inherentes a la biogeografía cuantitativa, muestran un panorama acerca de la distribución de la familia Cactaceae en el VTC. Las especies de cactáceas se concentran en la región denominada “Valle de Zapotitlán y La Cañada”, particularmente en la porción del Valle de Zapotitlán. El patrón biogeográfico de la riqueza está sustentado por los resultados de la calidad del muestreo; no obstante, las derivaciones de este análisis y la estimación de la riqueza sugieren que en cierta medida aún falta por conocer el VTC en términos de su riqueza.

Los análisis permiten inferir la posibilidad de encontrar nuevas especies como ha ocurrido con *Opuntia chiangiana* (Scheinvar y Manzanero, 2009) y *O. olmeca* (Pérez et

al., 2005) descritas algunos años atrás. También se ha documentado en bosque tropical caducifolio a *Rhipsalis baccifera* (Arias et al., 2012), una especie epífita. Sin embargo, cambios como éstos se reflejan en la literatura (Arias et al., 1997, 2012), pero no en las bases de datos.

Es importante destacar que 5 especies (*Acanthocereus subinermis*, *Hylocereus undatus*, *Nopalea auberi*, *N. cochenillifera* y *Pereskiaopsis rotundifolia*) de las 86 registradas por Arias et al. (2012) son cultivadas, mismas que no se incluyen en el presente trabajo de investigación, debido a que su distribución está relacionada con actividades antropogénicas, introducción de especies. Además, 10 especies no están contempladas en las bases de datos como *Echinocereus pulchellus* y *M. tepexicensis*, puesto que *E. pulchellus* se considera extinta localmente y *M. tepexicensis* está fuera de los alcances del área de estudio.

Como comentario final, los distintos estimadores de riqueza han demostrado ser aplicables a las hipótesis relacionadas con el conocimiento y estimación probable de la diversidad biológica. Sin embargo, la inestabilidad taxonómica es un factor importante a considerar porque modifica el resultado en la estimación de la riqueza; en el caso particular de la familia Cactaceae, algunos de sus géneros, como *Mammillaria* y *Opuntia*, tienen complejos de especies que representan grupos con el número de especies aún indefinido. En el caso del VTC es relevante, por presentarse un número importante de especies de estos géneros.

Agradecimientos

Agradecemos al Biól. Ulises Guzmán sus valiosos comentarios al manuscrito. Al programa Papca (Programa de Apoyo a los Profesores de Carrera) de la FES Iztacala 2006-2007 y 2007-2008, al programa “Por amor al planeta” de la compañía automotriz Volkswagen de México, a la DGAPA-UNAM, los proyectos PAPIIT (Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica) IN212407, IN216912 y IN225010, Conabio BK029 y HK040 y Conacyt 52479-Q, los cuales han apoyado el desarrollo de diversos proyectos que han permitido la estructuración de una importante base de datos y en particular, estudios relacionados con la distribución y conservación de las cactáceas en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

También deseamos expresar nuestra gratitud al Dr. Exequiel Ezcurra por la revisión del escrito, por sus comentarios y sugerencias en torno a las figuras que enriquecieron sustancialmente el presente texto. De igual forma, reconocemos el trabajo de los revisores anónimos.

Literatura citada

- Anderson, E. F. 2001. The cactus family. Timber Press, Inc. The Haseltine Building. Oregon. 776 p.
- Arias, S., S. Gama y L. U. Guzmán. 1997. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Fascículo 14, Cactaceae A. L. Juss. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 146 p.
- Arias, S., S. Gama, B. Vázquez y L. U. Guzmán. 2012. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Fascículo 95, Cactaceae Juss. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 240 p.
- Arita, H. T., F. Figueroa, A. Frisch, P. Rodríguez y K. Santos-del-Prado. 1997. Geographical range size and the conservation of Mexican mammals. *Conservation Biology* 11:92-100.
- Arita, H. T. y P. Rodríguez. 2001. Ecología geográfica y macroecología. In *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*, B. J. Llorente y J. J. Morrone (eds.). Las prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. p. 63-80.
- Arriaga, L., J. M. Espinoza, C. Aguilar, E. Martínez, L. Gómez y E. Loa. 2000. Regiones terrestres prioritarias de México. (coord.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D. F. 609 p.
- Balleza, J. J., J. L. Villaseñor y G. Ibarra-Manríquez. 2005. Regionalización biogeográfica de Zacatecas, México, con base en los patrones de distribución de la familia Asteraceae. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76:71-78.
- Birks, J. H. B. 1987. Recent methodological developments in quantitative descriptive biogeography. *Annales Zoologici Fennici* 24:165-178.
- Colwell, R. K. 2009. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. EstimateS 8.2, User's guide and application. <https://viceroy.eeb.uconn.edu/EstimateSPages/EstSUsersGuide/EstimateSUsersGuide.htm#AppendixA>; última consulta: 02.IV.2012.
- Colwell, R. K. y J. A. Coddinton. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society (series B)* 345:101-118.
- Crovello, T. J. 1981. Quantitative biogeography: an overview. *Taxon* 30:563-575.
- Dávila, P., M. C. Arizmendi, A. Valiente-Banuet, J. L. Villaseñor, A. Casas y R. Lira. 2002. Biological diversity in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 11:421-442.
- Dávila, P., R. Medina, A. Ramírez, A. Salinas y P. Tenorio. 1995. Análisis de la flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán endemismo y diversidad. In *Conservación de plantas en peligro de extinción: diferentes enfoques*, E. Linares, P. Dávila, F. Chiang, R. Bye y T. Elías (eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. México, D. F. p. 51-75.
- DOF (Diario Oficial de la Federación). 1998. Decreto por el que se declara área natural protegida con el carácter de reserva de la biosfera, la región denominada Tehuacán-Cuicatlán, ubicada en los estados de Puebla y Oaxaca, Estados Unidos Mexicanos, Presidencia de la República. México, D. F. viernes 18 de septiembre de 1998. p. 8-20.
- García, J. R., C. F. Dormann, J. Henning, M. Schmidt, A. Thiombiano, S. Sylestre, C. Chatelain, S. Dressler y W. Barthlott. 2012. A methodological framework to quantify the spatial quality of biological databases. In *Vegetation databases for the 21st century*, J. Dengler, J. Oldeland, F. Jansen, M. Chytrý, J. Ewald, M. Finckh, F. Glöcker, G. López-González, R. K. Peet y J. H. J. Schaminée (eds.). *Biodiversity and Ecology* 4:25-39.
- Gómez-Hinostrosa, C. y H. M. Hernández. 2000. Diversity, geographical distribution, and conservation of Cactaceae in the Mier y Noriega region, México. *Biodiversity and Conservation* 9:403-418.
- Guzmán, L. U. 2009. Cactáceas mexicanas. Tesis, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 136 p.
- Guzmán, L. U., S. Arias y P. Dávila. 2003. Catálogo de cactáceas mexicanas. Universidad Nacional Autónoma de México, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D. F. 315 p.
- Hernández, H. M. y H. Godínez. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botanica Mexicana* 26:33-52.
- Hernández, H. M. y C. Gómez-Hinostrosa. 2011. Mapping the cacti of Mexico. Their geographical distribution based on referenced records. Conabio-DH Books. Milborne Port. 128 p.
- McLaughlin, S. P. 1995. Organizando la búsqueda de especies vegetales raras y en peligro: recopilación y análisis de las floras locales. In *Conservación de plantas en peligro de extinción: diferentes enfoques*, E. Linares, P. Dávila, F. Chiang, R. Bye y T. Elías (eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, México, D. F. p. 11-23.
- Miguel-Talonia, C. 2011. Análisis fitogeográfico del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Tesis, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 78 p.
- Morrone, J. J. y J. V. Crisci. 1995. Historical biogeography: introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26:373-401.
- Murguía, M. y J. L. Villaseñor. 2000. Estimating the quality of the records used in quantitative biogeography with presence-absence matrices. *Annales Botanici Fennici* 37:289-296.
- Murguía, M. y F. Rojas. 2001. Biogeografía cuantitativa. In *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*, B. J. Llorente y J. J. Morrone (eds.). Las prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma México. México, D. F. p. 39-47.
- Osorio, B. O., A. Valiente-Banuet, P. Dávila y R. Medina. 1996. Tipos de vegetación y diversidad β en el Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 59:35-58.
- Pérez-Crisanto, J., J. Reyes-Santiago y C. Brachet-Ize. 2005.

- Opuntia olmeca*, una nueva especie de la familia Cactaceae para el estado de Oaxaca, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 50:89-95.
- Rapoport, E. H. 1975. Areografía: estrategias geográficas de las especies. Fondo de Cultura Económica, México, D. F. 214 p.
- Remib (Red Mundial de Información sobre Biodiversidad) http://www.conabio.gob.mx/remib/cgi-bin/clave_remib.cgi?lengua=es-MX; última consulta: 06.VIII.2010.
- Rzedowski, J. 1991. El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botánica Mexicana* 15:47-64.
- Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México. Primera edición digital. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D. F. 504 p.
- Scheinvar, L. y G. Manzanero. 2009. *Opuntia chiangiana*, una nueva especie de Cactaceae de Oaxaca, México. *Novon* 19:222-228.
- Serrano-Estrada, B. 2010. Regionalización biogeográfica del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla, con base en especies de cactáceas columnares. Tesis, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 55 p.
- Soberón, J., R. Jiménez, J. Golubov y P. Koleff. 2007. Assessing completeness of biodiversity databases at different spatial scales. *Ecography* 30:152-160.
- Torres, W., M. Méndez, A. Dorantes y R. Durán. 2010. Estructura, composición y diversidad del matorral de duna costera en el litoral yucateco. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 86:37-51.
- Valiente-Banuet, A., A. Casas, A. Alcántara, P. Dávila, N. Flores-Hernández, M. C. Arizmendi, J. L. Villaseñor y J. Ortega. 2000. La vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 67:24-74.
- Villaseñor, J. L., P. Dávila y F. Chiang. 1990. Fitogeografía del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 50:135-149.
- Zunino, M. y A. Zullini. 2003. Biogeografía, la dimensión espacial de la evolución. Fondo de Cultura Económica, México, D. F. 359 p.



The orchid flora of the Colombian Department of Valle del Cauca

La orquideoflora del departamento colombiano de Valle del Cauca

Marta Kolanowska✉

Department of Plant Taxonomy and Nature Conservation, University of Gdańsk, Wita Stwosza 59, 80-308 Gdańsk, Poland.
✉ martakolanowska@wp.pl

Abstract. The floristic, geographical and ecological analysis of the orchid flora of the department of Valle del Cauca are presented. The study area is located in the southwestern Colombia and it covers about 22 140 km² of land across 4 physiographic units. All analysis are based on the fieldwork and on the revision of the herbarium material. A list of 572 orchid species occurring in the department of Valle del Cauca is presented. Two species, *Arundina graminifolia* and *Vanilla planifolia*, are non-native elements of the studied orchid flora. The greatest species diversity is observed in the montane regions of the study area, especially in wet montane forest. The department of Valle del Cauca is characterized by the high level of endemism and domination of the transitional elements within the studied flora. The main problems encountered during the research are discussed in the context of tropical floristic studies.

Key words: biodiversity, ecology, distribution, Orchidaceae.

Resumen. Se presentan los resultados de los estudios geográfico, ecológico y florístico de la orquideoflora del departamento colombiano del Valle del Cauca. El área de estudio está ubicada al suroccidente de Colombia y cubre aproximadamente 22 140 km² de tierra a través de 4 unidades fisiográficas. Todos los análisis aquí presentados se llevaron a cabo basándose en trabajo de campo y en la revisión de material de herbario. Se presenta la lista de las 572 especies de orquídeas que se presentan en el departamento de Valle del Cauca. Dos de ellas, *Arundina graminifolia* y *Vanilla planifolia*, son elementos no nativos de la flora de orquídeas estudiada. La mayor diversidad de especies se observa en las regiones montañosas de la zona de estudio, sobre todo en los bosques montanos húmedos. El departamento de Valle del Cauca se caracteriza por el alto nivel de endemismo y la dominancia de elementos de transición en la flora estudiada. Los principales problemas encontrados durante la investigación se discuten en el contexto de los estudios florísticos tropicales.

Palabras clave: biodiversidad, ecología, distribución, Orchidaceae.

Introduction

The vast majority of plant species are concentrated in the tropical and sub-tropical regions of the world. One of the most important tasks for the scientists today is to describe the biodiversity of these areas, in which the researchers face the interactions of environmental, economic and social problems.

The Republic of Colombia, containing about 10% of the known species in the world, is one of the most biodiverse countries on Earth. Nearly 30% of the vascular plants occurring in Colombia are endemic. Unfortunately, the economic and social problems associated with development in the last 2 decades has resulted in a noticeable habitat loss and the threat of the national biodiversity.

The extraordinary flora of the Colombian vascular

plants accounts for over 24 000 species with the best representation observed within the Orchidaceae family (Jørgensen et al., 2011). Previous work by Ortiz and Uribe (2007) included over 3 200 species and 4 years later this number was elevated to over 3 500 by Jørgensen et al. (2011). Unfortunately, only the orchid flora of the department of Antioquia has been catalogued so far (Idárraga-Piedrahita et al., 2011).

The aim of the present study was to prepare a complete catalog of Orchidaceae occurring in the department of Valle del Cauca, which is one of the most poorly floristically known regions of Colombia, encompassing at the same time 4 important physiographic units.

The department of Valle del Cauca occupies about 22 140 km² in southwestern Colombia (Fig. 1) constituting about 2% of the country's territory. It extends from the Pacific lowlands across the Western Cordillera and the valley of the upper Cauca river to the western slope of the Central Cordillera (3°05'–5°01' N, 75°42'–77°33' W).

Recibido: 30 julio 2012; aceptado: 15 noviembre 2013

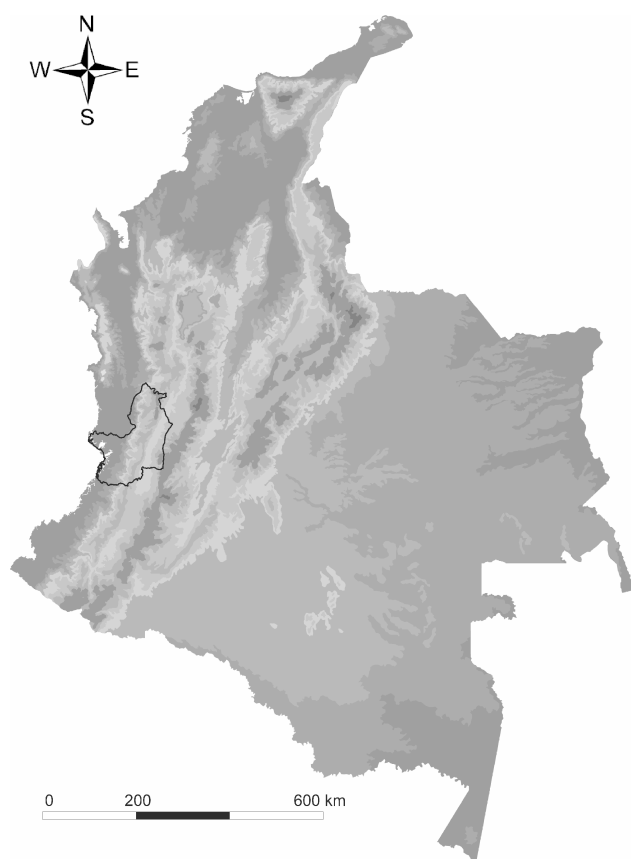


Figure 1. Location of the study area.

The natural limits of the department are the Pacific Ocean on West and the Cauca River on the South. It is bordered by the departments of Caldas and Risaralda in the North, Chocó in the North-West, Quindío and Tolima in the North-East and Cauca in the South (Bolívar et al., 2004).

In the study area 4 physiographic units are present: the Pacific Plate, the Western Cordillera, the Valley of Cauca River, and the western flank of the Central Cordillera. This physiographic diversity is reflected in a wide variety of environmental conditions. According to the Etters' map (1998), 18 different ecosystems occur in the department of Valle del Cauca –10 natural and 8 transformed. The most widespread are: sub Andean humid forest (*bosque húmedo subandino*), which covers about 7.6% of the area, high-montane humid forest (*bosque altoandino húmedo*), and cloud forest (*bosque de niebla*) occupying about 6.6% of the department (Bolívar et al., 2004).

The most important ecosystems for biodiversity are paramo, sub Andean and Andean forests, dry tropical forest and tropical very dry and sub xerophytic forests, wetlands, tropical wet forests and flooded forests. The variety of ecosystems and natural habitats have resulted in a great

diversity of species in the study area. Unfortunately, the flora of this region has been very poorly studied.

Material and methods

The information about orchid species documented in the department of Valle del Cauca, their distribution in the study area, their geographical and altitudinal range, and the habitat requirements were obtained during the fieldwork, and the revision of herbarium material. All information was complemented by data obtained from the literature, mostly protologues and Neotropical orchid floras (i.a. Garay 1978; Hamer, 1988, 1990; Hágsater and Salazar, 1990; Hágsater and Sánchez Saldaña 2001, 2004, 2006, 2007, 2008, 2009, 2010; Hágsater and Soto Arenas 2003, 2008; Dodson and Luer 2005, 2009, 2010) and the electronic database provided by the herbarium AMO.

Herbarium specimens were examined according to the standard procedures. Every studied sheet was photographed and the data were taken from the labels. Both vegetative and reproductive characters of each plant were studied. In total 3 576 dried specimens and 76 flowers preserved in alcohol stored in AMES, AMO, COL, CUVC, K, MO, P, S, UGDA, VALLE and W were examined. Herbarium acronyms follow Index Herbariorum (Thiers, continuously updated).

The fieldwork in the department of Valle del Cauca was conducted during 4 expeditions between 2009 and 2011. The objective of the excursions was to collect the geolocation data and information about the type of habitat in which orchid populations occur. The habitats were classified according to the Espinal and Montenegro (1980) system, based on the presence of the characteristic taxa defined by Cuatrecasas (1958) and Bolívar et al. (2004).

The data gathered on species distribution and elevation range were used to define directional and altitudinal elements within orchid flora of the department of Valle del Cauca. The directional elements were defined based on the general geographical range of each species, the species which geographical range do not have limits in the study area were classified as transitional elements, and those with a limited distribution in the department of Valle del Cauca as southern (northern range limit), northern (southern range limit) or western (east range or eastern (western range limit) elements, according to their distribution. Each species was classified in one of 6 categories based on the vertical distribution of its populations and that was the basis for defining the altitudinal elements: lowland (below 300 m), upland (300-700 m), premontane (700-1 200 m), montane (1 200-2 500 m), high-montane (2 500-3 400 m) and paramo (above 3 400 m). The elevation limits are related to the vertical distribution of the habitats in the study area.

Results

Orchid species richness and taxonomic diversity. This study confirmed the occurrence of 572 orchid species in the department of Valle del Cauca, including the description of 6 new taxa. Previous information on the occurrence of 48 species was incorrect being the result of the misidentification of herbarium material or incorrect interpretation of the locality given on the herbarium sheet label. Neither fieldwork nor examination of dried specimens could confirm the occurrence of 17 orchid species previously reported from the study area, i.a. information given in “Libro Rojo de las plantas en Colombia vol. 6” (Calderón, 2007), without herbarium reference material.

The Orchidaceae of the study area constitute about 16% of the Colombian orchid flora estimated by Ortiz and Uribe (2007) as 3 497 species (Appendix, Fig. 2). From all 133 genera, nearly 45% are represented by a single species - this group embraces also 4 monotypic genera: *Fronitaria* Luer, *Gerlachia* Szlach., *Soterosanthus* F. Lehm. ex Jenny and *Trizeuxis* Lindl. The richest genus, with 121 species, 8 of which are endemic to the study area is *Epidendrum* L.

According to the classification system of Chase et al. (2003), with later changes (Bateman et al. 2003), the vast majority of Orchidaceae occurring in the study area belong to the subfamily Epidendroideae (91%), represented mainly by the tribe Epidendreae (64%). Within those taxa, most of the species belong to the subtribe Pleurothallidinae (24 genera, 195 species) and Laeliinae (7 genera, 143 species; Appendix).

Distribution patterns. Information on the vertical distribution of 22 species occurring in the department of Valle del Cauca is not provided. For all other orchids, the altitudinal distribution and the vertical range in the study area have been determined. Almost all species listed are native to Colombia and only 2: *Arundina graminifolia* (D. Don) Hochr. and *Vanilla planifolia* Jacks. ex Andrews were found as invasive in the zone.

The highest species diversity is observed in the montane regions (1 200-2 500 m alt.), where populations of 347 (60%) species have been documented. Simultaneously, 63% of these (218 species) do not occur in the lowlands and/or in the high-montane and paramo areas. Both the lowlands and high-montane areas are characterized by a low orchid diversity - only 85 (15%) species were reported from altitudes below 300 m and only 24 (4%) from higher elevations above 3 400 m.

The determination of the vertical range of 548 species, for which sufficient data were gathered, allowed for the determination of 333 altitudinal elements within the orchid flora (Appendix). The best representation is observed among

montane species, which constitute 38% of the Orchidaceae (218 species) occurring in the department of Valle del Cauca. Contribution of other elements is comparatively insignificant. Only 36 (6%) of species are associated with the lowland regions, 7 with uplands (1.2%), 39 (6.8%) with premontane areas, 23 with high mountains (4%) and 10 species (1.7%) with paramo. About 3.7% of the orchids (215 species) are characterized by a wide vertical range.

The gathered data allowed the determination of the general geographical range of 543 (94%) of the orchid species occurring in the department of Valle del Cauca (Appendix). The endemic and invasive species were excluded from the analysis of the directional elements. Almost 70% (325 species) do not reach the limit of their range in the study area, hereby these are transitional elements. The distribution of 29 (0.6%) species is related with the Andes which are eastern elements. The western elements include 29 species (0.6%) which range extends for a few kilometers from the coastal zone of the Pacific. Thirty-five species (7.5%) were classified as northern, and 49 as southern elements (10%).

The level of endemism observed is extremely high (Appendix). The localities of 74 species (almost 13%) are known exclusively from the study area. Most of the endemic taxa belong to the subtribes Pleurothallidinae and Laeliinae (tribe Epidendreae).

Ecological analysis. The orchid flora of the department of Valle del Cauca is dominated by the epiphytes (83.2%, 476 species) - most of them (400 species) are holoeiphytic. Only 15% of species occurring in the study area are lithophytic (4 obligatory) or terrestrial (81 obligatory) and exclusively 3 species of the genus *Vanilla* were reported growing as vines. The variability of the plant habit was observed within the populations of 87 (15%) species.

The suitable habitats were determined for 95% orchids reported from the department of Valle del Cauca. Two species, *Arundina graminifolia* and *Vanilla planifolia*, have been excluded from the analysis, as they are non-native species in the study area and their long-time persistence in the department is unsure.

Within the natural habitats, the greatest diversity of orchid species was observed in wet montane forests with 225 species (nearly 40% of the orchid flora of the department of Valle del Cauca). In moist premontane forest, which is the most widely spread habitat in the study area, 171 species (30%) were found. On the other hand, mangroves show the poorest orchid flora with only 6 species (less than 1.5%) recorded. Only 2% of Orchidaceae are related with the open areas of disturbed montane and premontane forests. Another 15 species are associated with exposed, steep slopes - both rocky and grassy.

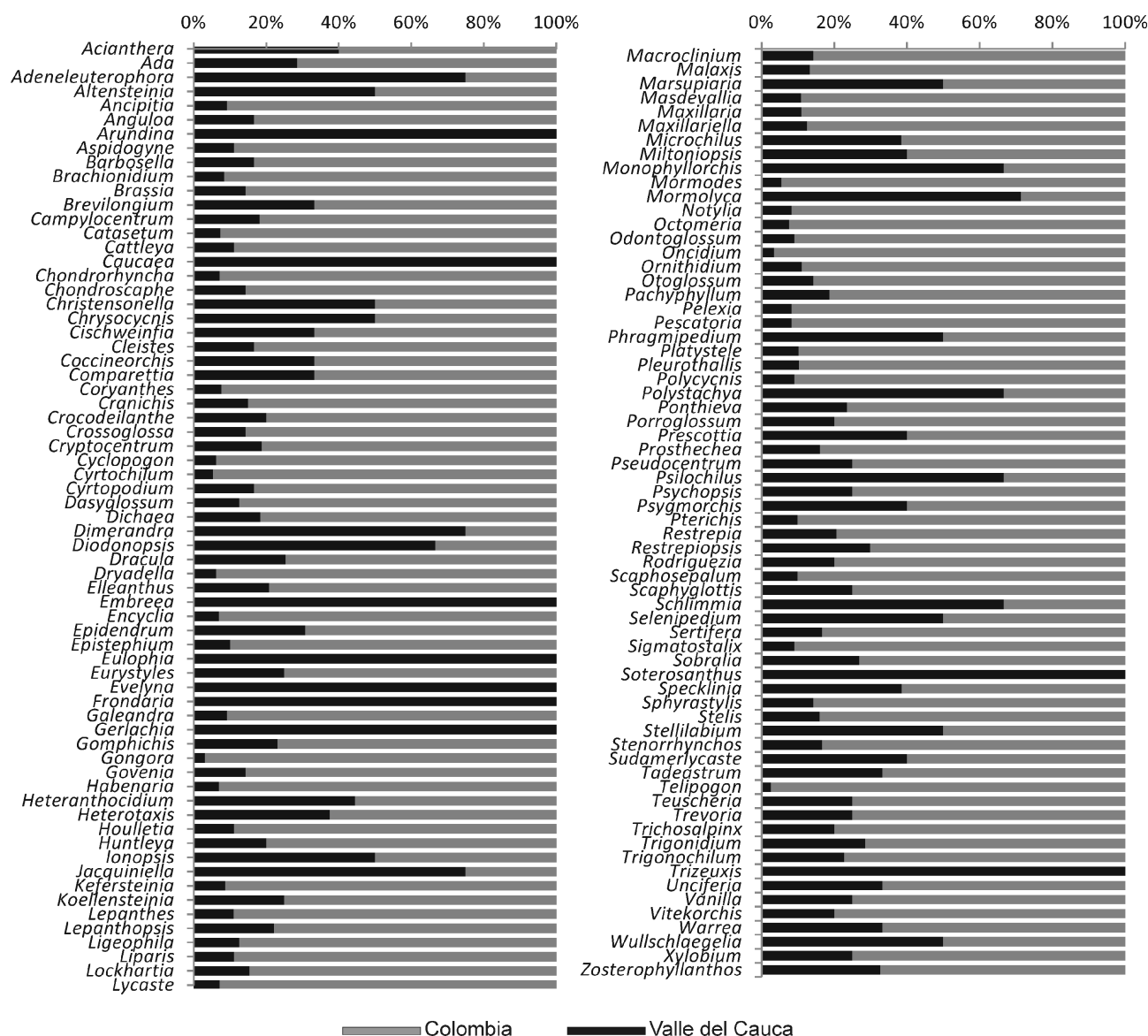


Figure 2. Orchidaceae of the department of Valle del Cauca in the Colombian orchid flora.

The occurrence of 14 Orchidaceae species was reported from the areas of orchards. Most of them were found in abandoned cocoa plantations. A smaller number of taxa are related to *Coffea* and *Citrus* orchards. In the tea (*Camellia*) and rubber (*Hevea*) plantations the occurrence of a single species was recorded (Table 1).

Discussion

As mentioned before, a complete list of orchid species has been compiled only for the department of Antioquia. As the territory of this administrative unit is much larger

(over 63 000 km²) than the department of Valle del Cauca and it is located within completely different physiographic units (eg. Caribbean coast, Darién gap) it is not comparable with the studied area. Noteworthy is that in the department of Antioquia there is a high level of endemism within the orchid flora –over 25% of Orchidaceae is known exclusively from this region (Idárraga-Piedrahita et al., 2011).

No data exists on the orchid species richness of other Colombian physiographic or administrative units. So far studies on Orchidaceae has been conducted in relatively small areas (e.g. Kolanowska et al. 2011; Misas Urreta,

2005, Santa Jiménez et al., 2009). Since the floral composition, as well as biogeographical and ecological aspects of Colombian orchid flora are still poorly recognized, the necessity to intensify the comprehensive research is unquestionable.

The geological history and current habitat continuity observed in the equatorial direction, make the Pacific region and the Andes dispersal routes for many orchid species. The department of Valle del Cauca, which embraces both the Pacific lowlands and the chains of the Western and Central Cordilleras, is therefore a region rich in transitional taxa originating from both Central America and the central part of South America.

Our results confirm the information regarding the concentration of Orchidaceae in the montane areas (Vareschi, 1976). In the study area the occurrence of about 70% (391 species) of orchids was observed above 1 200 m altitude, while in the lowlands and uplands only 104 species were recorded. Moreover, only 10 endemic species were found below 700 m altitude.

The greatest threat to the existing orchid populations is the increase in agricultural areas, mainly sugar cane crops and pasturelands. Due to the intensive logging of tropical dry forests which began in the 1960's (Bolívar et al., 2004), the poorest Orchid flora is now observed within the valley of Cauca river area.

Orchid flora of the department of Valle del Cauca, which covers less than 2% of the Colombia's territory, is extremely rich –572 species found in the study area represent about 16% of the national Orchid Flora. At the same time, the observed level of endemism is very high (13%). However, there is a huge possibility that the actual number of orchid species occurring in the Republic of Colombia is much higher than the numbers that appear

in the previously published studies (eg. Ortiz and Uribe, 2007).

The number of field studies conducted in Colombia is very limited, even if it seems that the financial resources allocated in nature conservation, including research, are not directly related to this fact (Galán and Canal, 2002). The scarce number of field studies seems to be connected with 2 other factors. The first one is the specificity of the tropical vegetation - many regions of Colombia are basically inaccessible to scientists because of the complete lack of communication routes, or to temporarily cutting off those areas from the nearest human settlements. In the department of Valle del Cauca the problem is noticeable in the southern part of the Buenaventura district, which is almost completely devoid of terrestrial roads. Getting into many regions of this area in the rainy season is not possible due to the high water levels in the rivers, which intersect the entire territory of the district. On the other hand, the terrorist and drug cartel threat is still high in many Colombian regions. The most dangerous areas, in this aspect, are the high-montane areas of the Western Cordillera. In the department of Valle del Cauca, field studies are not conducted for safety reasons (paramilitary threats), i.e. in the Páramo de Bavaya (Central Cordillera), where the last floristic studies were conducted in 1946 by José Cuatrecasas.

This limited fieldwork results in insufficient floristic documentation of the tropical regions, hence the results of the research based only on herbarium material revision seems to not reflect the entire diversity of Colombian plant species, including orchids. For the same reason, the geographical ranges of taxa may be underestimated, or seem to be disjunct.

Another issue is the correct identification of the

Table 1. Orchid species reported from the various kind of orchard

Kind of orchard	Orchidaceae species
<i>Theobroma cacao</i> L.	<i>Heterotaxis equitans</i> (Schltr.) Ojeda and Carnevali <i>Maxillaria friedrichsthalii</i> Rchb.f. <i>Maxillariella variabilis</i> (Bateman ex Lindl.) M.A. Blanco and Carnevali <i>Scaphyglottis prolifera</i> (R.Br.) Cogn. <i>Specklinia capillaris</i> (Lindl.) Luer <i>Stelis perpusilliflora</i> Cogn.
<i>Camellia</i> L.	<i>Epidendrum mathewsii</i> Rchb.f.
<i>Citrus</i> L.	<i>Campylocentrum micranthum</i> (Lindl.) Rolfe <i>Cryptocentrum latifolium</i> Schltr. <i>Polystachya foliosa</i> (Hook.) Rchb.f.
<i>Coffea</i> L.	<i>Catasetum tabulare</i> Lindl. <i>Oncidium pyramidale</i> Lindl. <i>Trizeuxis falcata</i> Lindl.
<i>Hevea</i> Aubl.	<i>Epidendrum campyloglossum</i> P. Ortiz and Hågsater

herbarium material. The errors in the determination of specimens results in copying from the available literature false information about the number and the distribution of many taxa. Within the herbarium material collected in the department of Valle del Cauca many errors of identification were uncovered among specimens representing 23 species of Orchidaceae.

Acknowledgements

I would like to express my sincere gratitude to Oscar Alejandro Pérez Escobar and Edicson Parra Sánchez for their accompaniment during the field studies. I am grateful to Eric Hágsater, Carlyle A. Luer and Pedro Ortiz for their cooperation during the research. The curators and staff of the cited herbaria are thanked for their kind hospitality and assistance during the visits. The research described here has been supported by the grant from the Polish Ministry of Science and Higher Education (project No. N N304 043939).

Literature cited

- Bateman, R. M., P. M. Hollingsworth, J. Preston, Y. Luo, A. M. Pridgeon and M. W. Chase. 2003. Molecular phylogenetics and evolution of Orchidinae and selected Habenariinae (Orchidaceae). *Botanical Journal of Linnean Society* 142:1-40.
- Bolívar, W., J. Echeverri, M. Reyes, N. Gómez, M. I. Salazar, L. A. Muñoz, E. Velasco and L. S. Calderón. 2007. Libro rojo de plantas de Colombia Vol. 6. Orquídeas. Instituto Alexander von Humboldt, Ministerio del Medio Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial, Bogotá. 828 p.
- Chase, M. W., K. M. Cameron, R. L. Barrett and J. V. Freudenstein. 2003. DNA data and Orchidaceae systematics: A new phylogenetic classification. *In* *Orchid conservation*, K. W. Dixon, S. P. Kell, R. L. Barrett and P. J. Cribb (eds.). Natural History Publications, Kota Kinabalu, Sabah. p. 69-89.
- Cuatrecasas, J. 1958. Aspectos de la vegetación colombiana. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales* 10:221-268.
- Dodson, C. H. and C. Luer. 2005. Orchidaceae. Genera *Aa - Cyrtidiorchis*. *In* *Flora of Ecuador* 76, G. Harling and L. Andersson, (eds.). Stockholm, Botanical Institute, University of Göteborg, Riksmuseum. 347 p.
- Dodson, C. H. and C. Luer. 2009. Orchidaceae, *Masdevallia* and Affiliates. *In* *Flora of Ecuador* 84, G. Harling and C. Persson (eds.). Department of Plant and Environmental Sciences, Göteborg. 395 p.
- Dodson, C. H. and C. Luer. 2010. Orchidaceae, Genera *Cyrtchiloides - Epibator*. *In* *Flora of Ecuador* 87, G. Harling and C. Persson (eds.). Department of Plant and Environmental Sciences, Göteborg. 438 p.
- Espinal, S. and M. Montenegro. 1980. Zonas de vida o formaciones vegetales de Colombia, Memoria explicativa sobre el mapa ecológico de Colombia. Instituto Geográfico "Agustín Codazzi", Departamento Agrológico, Imprenta Canal Ramírez, Bogotá. 201 p.
- Etter, A. 1998. Mapa general de ecosistemas de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Ministerio del Ambiente, Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo, PNUMA, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá.
- Galán, F. A. and F. J. Canal. 2002. Gasto, inversión y financiamiento para el desarrollo sostenible en Colombia. Impreso en Naciones Unidas, Santiago de Chile. 82 p.
- Garay, L. A. 1978. Orchidaceae (Cypridioideae, Orchidoideae and Neottioideae). *In* *Flora of Ecuador* 9, G. Harling and B. Sparre (eds.). University of Göteborg and Swedish Museum of Natural History, Göteborg and Stockholm. 305 p.
- Hágsater, E. and G. A. Salazar (eds.). 1990. Icones Orchidacearum 1. Orchids of Mexico, part 1. Mexico, Asociación Mexicana de Orquideología. pl. 1-100.
- Hágsater, E. and L. Sánchez-Saldaña (eds.). 2001. Icones Orchidacearum. Fascicle 4. The genus *Epidendrum*, part 3. A third Century of new species in *Epidendrum*. México, D. F. Instituto Chinoín, A. C. pl. 401-500.
- Hágsater, E. and L. Sánchez-Saldaña (eds.). 2004. Icones Orchidacearum. Fascicle 7. The genus *Epidendrum*, part 4. A fourth Century of new species in *Epidendrum*. México, D. F. Instituto Chinoín, A. C. pl. 701-800.
- Hágsater, E. and L. Sánchez-Saldaña (eds.). 2006. Icones Orchidacearum. Fascicle 8. The genus *Epidendrum*, part 5. Species new and old in *Epidendrum*. México, D. F. Instituto Chinoín, A. C. pl. 801-900.
- Hágsater, E. and L. Sánchez-Saldaña (eds.). 2007. Icones Orchidacearum. Fascicle 9. The genus *Epidendrum*, part 6. Species new and old in *Epidendrum*. México, D. F. Instituto Chinoín, A. C. pl. 901-1000.
- Hágsater, E. and L. Sánchez-Saldaña (eds.). 2008. Icones Orchidacearum. Fascicle 11. The genus *Epidendrum*, part 7. Species new and old in *Epidendrum*. Mexico, D. F. Instituto Chinoín, A. C. pl. 1101-1200.
- Hágsater, E. and L. Sánchez-Saldaña (eds.). 2009. Icones Orchidacearum. Fascicle 12. The genus *Epidendrum*, part 8. Species new and old in *Epidendrum*. México, D. F. Instituto Chinoín, A. C. pl. 1201-1300.
- Hágsater, E. and L. Sánchez-Saldaña (eds.). 2010. Icones Orchidacearum. Fascicle 13. The genus *Epidendrum*, part 9. Species new and old in *Epidendrum*. México, D. F. Instituto Chinoín, A. C. pl. 1301-1400.
- Hágsater, E. and M. A. Soto-Arenas (eds.). 2003. Icones Orchidacearum Fascicles 5-6. Orchids of Mexico, parts 2-3. México, D. F. Instituto Chinoín, A. C. pl. 501-700.
- Hágsater, E. and M. A. Soto-Arenas (eds.). 2008. Icones Orchidacearum Fascicle 10. Orchids of Mexico, part 4. México, D. F. Instituto Chinoín, A. C. pl. 1001-1100.
- Hamer, F. 1988. Orchids of Central America: an illustrated field guide. A. L. Selbyana 10, Suppl: 1-422.

- Hamer, F. 1990. Orchids of Central America: an illustrated field guide. M. Z. Selbyana 10, Suppl: 423-860.
- Idárraga-Piedrahita, A., R. D. C. Ortiz, R. Callejas-Posada and M. Merello. 2011. Flora de Antioquia. Catálogo de las Plantas Vasculares, vol. 2. Listado de las Plantas Vasculares del Departamento de Antioquia. 939 p.
- Jørgensen, P. M., C. Ulloa-Ulloa, B. León, S. León-Yáñez, S. G. Beck, M. Nee, J. L. Zarucchi, M. Celis, R. Bernal and R. Gradstein. 2011. Regional patterns of vascular plant diversity and endemism. In Climate change and biodiversity in the Tropical Andes, S. K. Herzog, R. Martínez, P. M. Jørgensen and H. Tiess (eds.). Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) and Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE). p. 192-203
- Kolanowska, M., O. A. Pérez-Escobar, E. Parra-Sánchez and D. L. Szlachetko. 2011. An illustrated field guide to the orchids of the Yotoco Forest Reserve (Colombia). Fundacja Rozwoju Uniwersytetu Gdańskiego, Gdańsk. 293 p.
- Misas-Urreta, G. 2005. Orquídeas de la serranía del Baudó Chocó, Colombia. Corporación Capitalina de Orchideología, Bogotá. 787 p.
- Ortiz, P. and C. Uribe. 2007. Galería de orquídeas de Colombia (edición en CD). Asociación Bogotana de Orquideología, Bogotá.
- Santa-Jiménez, N. N., T. García-Rodríguez and G. D. Gómez-Marín. 2009. Estructura y composición de la comunidad de orquídeas en dos zonas de la reserva natural "La Montaña del Ocaso" Quimbaya-Quindío. Revista de Investigaciones Universidad del Quindío 19:122-134.
- Thiers, B. [continuously updated]. Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/ih/>; last access: 30.III.2011.
- Vareschi, V. 1976. Orchideen und ihre ökologischen Nischen in den Tropen. In Tagungsbericht der 8. Welt-Orchideen-Konferenz, K. Senghas (ed.). German Orchid Society, Frankfurt. p. 516-527.

Appendix. Alphabetical list of orchids occurring in the Department of Valle del Cauca with their taxonomic affinity (Chase and al. 2003), data on their habit (*, endemic species; E, epiphytic; L, lithophytic; T, terrestrial; V, vine), information about the directional (DD, data deficient; Tr, transitional; Es, Eastern; N, Northern; S, Southern; W, Western) and altitudinal elements (DD, data deficient; Hm, high-montane; Lo, lowland; M, montane; Pr, premontane; P, paramo).

Species	Tribe	Subfamily	Habit	Directional element	Altitudinal element
* <i>Acianthera adeodata</i> P. Ortiz, O. Pérez and E. Parra	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	M
<i>Acianthera chamensis</i> (Lindl.) Pridgeon and M.W. Chase	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	M
<i>Acianthera pazii</i> Luer	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Acianthera sicaria</i> (Lindl.) Pridgeon and M.W. Chase	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Ada aurantiaca</i> Lindl.	Cymbidieae	Epidendroideae	EL	Es	
<i>Ada elegantula</i> (Rchb. f.) N.H. Williams	Cymbidieae	Epidendroideae	E	DD	
<i>Adenoleuterophora fractiflexa</i> (Schltr.) Dudek and Szlach.	Sobralieae	Epidendroideae	ET	Tr	M
<i>Adenoleuterophora graminifolia</i> Barb. Rodr.	Sobralieae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Adenoleuterophora linifolia</i> (C. Presl) Dudek and Szlach.	Sobralieae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Altensteinia fimbriata</i> Kunth	Cranichideae	Orchidoideae	T	Es	
<i>Ancipitia crocodiliceps</i> (Rchb.f.) Luer	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Anguloa cliftonii</i> Rolfe	Cymbidieae	Epidendroideae	E	DD	M
<i>Anguloa virginialis</i> Linden ex Schltr.	Cymbidieae	Epidendroideae	T	Tr	
<i>Arundina graminifolia</i> (D.Don) Hochr.	Arethuseae	Epidendroideae	LT		
<i>Aspidogyne boliviensis</i> (Cogn.) Garay	Cranichideae	Orchidoideae	T	Tr	M
<i>Barbosella cucullata</i> (Lindl.) Schltr	Epidendreae	Epidendroideae	ELT	Es	
<i>Brachionidium imperiale</i> Luer and R. Escobar	Epidendreae	Epidendroideae	ET	Tr	M
<i>Brassia arcuigera</i> Rchb.f.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	Pr
<i>Brassia forgetiana</i> Hort. and C. Schweinf.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Brevilongium globuliferum</i> (Kunth) Christenson	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Campylocentrum micranthum</i> (Lindl.) Rolfe	Vandae	Epidendroideae	E	Tr	
* <i>Campylocentrum palominoi</i> Kolan., Pérez and Parra	Vandae	Epidendroideae	E	DD	M
<i>Catasetum ochraceum</i> Lindl.	Cymbidieae	Epidendroideae	LT	Tr	
<i>Catasetum tabulare</i> Lindl.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Cattleya quadricolor</i> Lindl.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Caucaea radiata</i> (Lindl.) Mansf.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	Hm
* <i>Chondrorhyncha manzurii</i> P. Ortiz	Cymbidieae	Epidendroideae	E	DD	M

<i>Species</i>	<i>Tribe</i>	<i>Subfamily</i>	<i>Habit</i>	<i>Directional element</i>	<i>Altitudinal element</i>
<i>Chondroscaphe fimbriata</i> (Linden and Rchb.f.) Dressler	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Christensonella uncata</i> (Lindl.) Szlach., Mytnik, Górniak and Smiszek	Cymbidieae	Epidendroideae	E	W	Lo
<i>Chrysocycnis schlimii</i> Linden and Rchb.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Cis Schweinfia dasyandra</i> (Rchb.f.) Dressler and N.H. Williams	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Cleistes rosea</i> Lindl.	Pogoniaceae	Vanilloideae	LT	Tr	
<i>Coccineorchis cernua</i> (Lindl.) Garay	Cranichideae	Orchidoideae	T	Tr	
<i>Comparettia falcata</i> Poepp. and Endl.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Coryanthes mastersiana</i> F.C. Lehm	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	Pr
<i>Cranichis ciliata</i> (Kunth) Kunth	Cranichideae	Orchidoideae	T	Es	
<i>Cranichis fertilis</i> (F. Lehm. and Kraenzl.) Schltr.	Cranichideae	Orchidoideae	T	Tr	
<i>Cranichis schlimii</i> Rchb. f.	Cranichideae	Orchidoideae	T	Tr	Hm
<i>Crocodelanthus cassidis</i> (Lindl.) Luer	Epidendreae	Epidendroideae	ET	Tr	
* <i>Crocodelanthus choerorhyncha</i> (Luer)	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	Hm
<i>Crocodelanthus floribunda</i> (Poepp. and Endl.) Luer	Epidendreae	Epidendroideae	ET	Tr	
<i>Crocodelanthus galeata</i> (Lindl.) Luer	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Crocodelanthus siphonantha</i> (Luer) Luer	Epidendreae	Epidendroideae	E	S	Hm
<i>Crocodelanthus velaticaulis</i> (Rchb.f.) Luer	Epidendreae	Epidendroideae	E	Es	
<i>Crossoglossa tipuloides</i> (Lindl.) Dodson	Malaxideae	Epidendroideae	T	Tr	M
<i>Cryptocentrum latifolium</i> Schltr.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Cryptocentrum silverstonei</i> Carnevali	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Es	
<i>Cryptocentrum standleyi</i> Ames	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Cyclopogon elatus</i> (Sw.) Schltr.	Cranichideae	Orchidoideae	T	Tr	
<i>Cyrtorchilus aemulum</i> (Rchb.f. and Warsz.) Kraenzl.	Cymbidieae	Epidendroideae	ET	Es	
<i>Cyrtorchilus trifurcatus</i> (Lindl.) Kraenzl.	Cymbidieae	Epidendroideae	ET	Es	
<i>Cyrtopodium paniculatum</i> (Ruiz and Pav.) Garay	Cymbidieae	Epidendroideae	LT	Tr	
<i>Dasyglossum funis</i> (F. Lehm. and Kraenzl.) Königer and Schildh.	Cymbidieae	Epidendroideae	ET	Tr	Hm
<i>Dichaea brachypoda</i> Rchb. f.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Dichaea hystericina</i> Rchb. f.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Dichaea latifolia</i> Lindl.	Cymbidieae	Epidendroideae	EL	Tr	
<i>Dichaea morrisii</i> Fawc. and Rendle	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Dichaea muricata</i> (Sw.) Lindl.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Dichaea panamensis</i> Lindl.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Dichaea pendula</i> (Aubl.) Cogn.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	
* <i>Dimerandra buenaventurae</i> (Kraenzlin) Siegerist	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	M
<i>Dimerandra elegans</i> (H. Focke) Siegerist	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Dimerandra stenopetala</i> (Hook.) Schltr.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Diodonopsis erinacea</i> (Rchb.f.) Pridgeon and M.W. Chase	Epidendreae	Epidendroideae	E	W	Lo
<i>Diodonopsis pygmaea</i> (Kraenzl.) Pridgeon and M.W. Chase	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Dracula amaliae</i> Luer and R. Escobar	Epidendreae	Epidendroideae	E	S	M
<i>Dracula andreettae</i> (Luer) Luer	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
* <i>Dracula aphrodes</i> Luer and R. Escobar	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	M
<i>Dracula bellerophon</i> Luer and R. Escobar	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
* <i>Dracula carcinopsis</i> Luer and R. Escobar	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	M
<i>Dracula chesterstonii</i> (Rchb. f.) Luer	Epidendreae	Epidendroideae	E	N	M
<i>Dracula chimaera</i> (Rchb. f.) Luer	Epidendreae	Epidendroideae	E	N	M
<i>Dracula decussata</i> Luer and R. Escobar	Epidendreae	Epidendroideae	E	N	DD
<i>Dracula diana</i> Luer and R. Escobar	Epidendreae	Epidendroideae	E	N	M
<i>Dracula gigas</i> (Luer and Andreetta) Luer	Epidendreae	Epidendroideae	ET	S	M
<i>Dracula gorgona</i> (H.J. Veitch) Luer and R. Escobar	Epidendreae	Epidendroideae	E	N	M
<i>Dracula inaequalis</i> (Rchb. f.) Luer and R. Escobar	Epidendreae	Epidendroideae	E	N	
* <i>Dracula insolita</i> Luer and R. Escobar	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	M
* <i>Dracula ortiziana</i> Luer and R. Escobar	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	Pr

Species	Tribe	Subfamily	Habit	Directional element	Altitudinal element
<i>Dracula platycrater</i> (Rchb. f.) Luer	Epidendreae	Epidendroideae	E	N	
* <i>Dracula verticulosa</i> Luer and R. Escobar	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	M
<i>Dracula vespertilio</i> (Rchb. f.) Luer	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Dracula wallisii</i> (Rchb. f.) Luer	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
* <i>Dracula xenos</i> Luer and R. Escobar	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	M
<i>Dryadella cristata</i> Luer and R. Escobar	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	DD
<i>Elleanthus ampliflorus</i> Schltr.	Sobralieae	Epidendroideae	E	S	M
<i>Elleanthus aurantiacus</i> (Lindley) Rchb. f.	Sobralieae	Epidendroideae	T	Tr	
<i>Elleanthus aureus</i> (Poepp. and Endl.) Rchb.f	Sobralieae	Epidendroideae	E	Es	
<i>Elleanthus formosus</i> Garay	Sobralieae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Elleanthus gracilis</i> (Rchb. f.) Rchb. f.	Sobralieae	Epidendroideae	T	Tr	
* <i>Elleanthus killipii</i> Garay	Sobralieae	Epidendroideae	E	DD	Lo
<i>Elleanthus lancifolius</i> C. Presl	Sobralieae	Epidendroideae	T	Tr	
<i>Elleanthus lupulinus</i> (Lindl.) Rchb.f.	Sobralieae	Epidendroideae	ET	Tr	Hm
<i>Elleanthus oliganthus</i> (Poepp. and Endl.) Rchb. f.	Sobralieae	Epidendroideae	ET	Tr	
<i>Elleanthus purpureus</i> (Rchb. f.) Rchb. f.	Sobralieae	Epidendroideae	T	Tr	M
<i>Elleanthus smithii</i> Schltr.	Sobralieae	Epidendroideae	T	Tr	
<i>Embreea rodigasiana</i> (Claes ex Cogn.) Dodson	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	Pr
<i>Encyclia aspera</i> (Lindl.) Schltr.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Encyclia ceratistes</i> (Lindl.) Schltr.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Epidendrum agathosmicum</i> Rchb.f.	Epidendreae	Epidendroideae	T	Tr	M
<i>Epidendrum aggregatum</i> Lindl.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
* <i>Epidendrum anchinocturnum</i> Hágsater	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	Lo
<i>Epidendrum andrei</i> Hágsater and L. Sánchez	Epidendreae	Epidendroideae	E	S	M
<i>Epidendrum angustissimum</i> Lindl.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	Hm
<i>Epidendrum anthropophorum</i> Rchb.f.	Epidendreae	Epidendroideae	E	S	M
<i>Epidendrum arachnoglossum</i> Rchb.f. ex André	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Epidendrum batesii</i> Dodson	Epidendreae	Epidendroideae	E	W	Lo
<i>Epidendrum baumannianum</i> Schltr.	Epidendreae	Epidendroideae	ELT	Tr	U
<i>Epidendrum bispathulatum</i> Hágsater, O. Pérez and E. Santiago	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Epidendrum blepharistes</i> Barker ex Lindl.	Epidendreae	Epidendroideae	ELT	Es	
<i>Epidendrum bogotense</i> Schltr.	Epidendreae	Epidendroideae	T	Es	
<i>Epidendrum buenaventurae</i> F. Lehm. and Kraenzl.	Epidendreae	Epidendroideae	EL	Tr	
* <i>Epidendrum campyloglossum</i> P. Ortiz and Hágsater	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	Lo
<i>Epidendrum cardiophyllum</i> Kraenzl.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Epidendrum catillus</i> Rchb.f. and Warsz.	Epidendreae	Epidendroideae	ET	Tr	M
<i>Epidendrum cernuum</i> Kunth	Epidendreae	Epidendroideae	ET	Tr	
<i>Epidendrum cirrhochilum</i> F. Lehm. and Kraenzl.	Epidendreae	Epidendroideae	ET	Tr	
<i>Epidendrum cleistocoleum</i> Hágsater and E.Santiago	Epidendreae	Epidendroideae	E	N	M
<i>Epidendrum cocornocturnum</i> Hágsater	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Epidendrum commelinoides</i> Schltr.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Epidendrum coriifolium</i> Lindl.	Epidendreae	Epidendroideae	ET	Tr	M
<i>Epidendrum cornanthera</i> F.Lehm. and Kraenzl.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Epidendrum cottoniiflorum</i> (Rchb.f.) Hágsater	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Epidendrum cristatum</i> Ruiz and Pav.	Epidendreae	Epidendroideae	ET	Tr	
<i>Epidendrum cuatrecasasii</i> Garay	Epidendreae	Epidendroideae	E	W	Lo
<i>Epidendrum cylindrostachys</i> Rchb.f. and Warsz.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Epidendrum dendrobii</i> Rchb.f.	Epidendreae	Epidendroideae	ET	Tr	
<i>Epidendrum dentiferum</i> Ames and C. Schweinf	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Epidendrum diffforme</i> Jacq.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Epidendrum diphyllum</i> Schltr.	Epidendreae	Epidendroideae	E	S	Hm
<i>Epidendrum elatum</i> C. Schweinf.	Epidendreae	Epidendroideae	ET	Tr	Hm
<i>Epidendrum escobarianum</i> Garay	Epidendreae	Epidendroideae	E	S	
<i>Epidendrum eugenii</i> Schltr.	Epidendreae	Epidendroideae	E	S	Hm
<i>Epidendrum excisum</i> Lindl.	Epidendreae	Epidendroideae	ET	Tr	Hm
* <i>Epidendrum farallonense</i> Hágsater	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	M

<i>Species</i>	<i>Tribe</i>	<i>Subfamily</i>	<i>Habit</i>	<i>Directional element</i>	<i>Altitudinal element</i>
<i>Epidendrum filamentosum</i> Kraenzl.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Epidendrum fimbriatum</i> Kunth	Epidendreae	Epidendroideae	T	Es	
<i>Epidendrum flexuosum</i> G. Mey.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Epidendrum frutex</i> Rchb.f.	Epidendreae	Epidendroideae	T	Tr	
<i>Epidendrum gaertelmaniae</i> Hágsater and O. Pérez	Epidendreae	Epidendroideae	L	Tr	P
<i>Epidendrum gastropodium</i> Rchb.f.	Epidendreae	Epidendroideae	ET	Tr	
<i>Epidendrum geminiflorum</i> Kunth	Epidendreae	Epidendroideae	E	Es	
<i>Epidendrum globiflorum</i> F. Lehm. and Kraenzl.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Epidendrum goodspeedianum</i> A.D. Hawkes	Epidendreae	Epidendroideae	L	S	M
<i>Epidendrum gratissimum</i> (Rchb.f.) Hágsater and Dodson	Epidendreae	Epidendroideae	ET	Es	
* <i>Epidendrum guaridense</i> Hágsater and E. Santiago	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	M
<i>Epidendrum hesperium</i> Hágsater and E. Santiago	Epidendreae	Epidendroideae	T	N	P
* <i>Epidendrum holtonii</i> Hágsater and L. Sánchez	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	DD
<i>Epidendrum hymenodes</i> Lindl.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Epidendrum ibaguense</i> Kunth	Epidendreae	Epidendroideae	ET	Tr	M
<i>Epidendrum igneum</i> Hágsater	Epidendreae	Epidendroideae	T	N	M
<i>Epidendrum ionodesme</i> Schltr.	Epidendreae	Epidendroideae	ET	Es	
<i>Epidendrum ionophyllum</i> P. Ortiz	Epidendreae	Epidendroideae	E	S	M
<i>Epidendrum isomerum</i> Schltr.	Epidendreae	Epidendroideae	E	W	Lo
<i>Epidendrum kerryae</i> Hágsater and L. Sánchez	Epidendreae	Epidendroideae	E	W	Lo
<i>Epidendrum killipii</i> Hágsater and L. Sánchez	Epidendreae	Epidendroideae	E	W	Lo
<i>Epidendrum klotzschianum</i> Rchb.f.	Epidendreae	Epidendroideae	ET	Tr	Hm
<i>Epidendrum lacustre</i> Lindl.	Epidendreae	Epidendroideae	EL	Tr	
<i>Epidendrum lanipes</i> Lindl.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	Pr
<i>Epidendrum leeanum</i> (Rchb.f.) Hágsater	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	Pr
<i>Epidendrum leucochilum</i> Link, Klotzsch and Otto	Epidendreae	Epidendroideae	ET	Tr	
<i>Epidendrum lindae</i> Hágsater and Dodson	Epidendreae	Epidendroideae	T	S	M
<i>Epidendrum litense</i> Hágsater and Dodson	Epidendreae	Epidendroideae	E	S	
<i>Epidendrum littorale</i> Hágsater and Dodson	Epidendreae	Epidendroideae	E	S	
<i>Epidendrum macrophorum</i> Hágsater and Dodson	Epidendreae	Epidendroideae	EL	S	
<i>Epidendrum macrostachyum</i> Lindl.	Epidendreae	Epidendroideae	ELT	Tr	
<i>Epidendrum mathewsii</i> Rchb.f.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Epidendrum megalospathum</i> Rchb.f.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Es	
<i>Epidendrum melinanthum</i> Schltr.	Epidendreae	Epidendroideae	EL	DD	
<i>Epidendrum microdithoneum</i> Hágsater and Dodson	Epidendreae	Epidendroideae	ET	S	M
<i>Epidendrum microphyllum</i> Lindl.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Epidendrum mininocturnum</i> Dodson	Epidendreae	Epidendroideae	E	W	Lo
<i>Epidendrum muricatoides</i> Hágsater and Dodson	Epidendreae	Epidendroideae	T	S	
<i>Epidendrum musciferum</i> Lindl.	Epidendreae	Epidendroideae	EL	Tr	
<i>Epidendrum nocturnum</i> Jacq.	Epidendreae	Epidendroideae	E	W	Lo
* <i>Epidendrum nora-mesae</i> Hágsater and O. Pérez	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	
<i>Epidendrum oraion</i> Hágsater	Epidendreae	Epidendroideae	T	N	M
<i>Epidendrum oxycalyx</i> Hágsater and Dodson	Epidendreae	Epidendroideae	LT	S	
<i>Epidendrum palaciosii</i> Hágsater and Dodson	Epidendreae	Epidendroideae	T	S	
<i>Epidendrum paniculatum</i> Ruiz and Pav.	Epidendreae	Epidendroideae	ET	Es	
<i>Epidendrum pazii</i> Hágsater	Epidendreae	Epidendroideae	T	N	M
<i>Epidendrum peperomia</i> Rchb.f.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Epidendrum peraltum</i> Schltr.	Epidendreae	Epidendroideae	ET	Es	
<i>Epidendrum phragmites</i> A.H. Heller and L.O. Williams	Epidendreae	Epidendroideae	E	S	Pr
* <i>Epidendrum phragmitoides</i> Hágsater	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	Pr
<i>Epidendrum phyllocharis</i> Rchb.f.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	Pr
<i>Epidendrum porquerense</i> F. Lehm. and Kraenzl.	Epidendreae	Epidendroideae	E	S	M
<i>Epidendrum pseudonocturnum</i> Hágsater and Dodson	Epidendreae	Epidendroideae	ET	Tr	
<i>Epidendrum pseudoschumannianum</i> Fowlie	Epidendreae	Epidendroideae	E	N	
<i>Epidendrum ptochicum</i> Hágsater	Epidendreae	Epidendroideae	E	S	DD
<i>Epidendrum purpurascens</i> Focke	Epidendreae	Epidendroideae	ET	Tr	DD
<i>Epidendrum radicans</i> Pav. ex Lindl.	Epidendreae	Epidendroideae	ET	Tr	

Species	Tribe	Subfamily	Habit	Directional element	Altitudinal element
<i>Epidendrum ramosum</i> Jacq.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Epidendrum recurvatum</i> Lindl.	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	M
<i>Epidendrum rigidum</i> Jacq.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Epidendrum rocalderianum</i> P. Ortiz and Hágsater	Epidendreae	Epidendroideae	E	W	Lo
<i>Epidendrum rostratum</i> Garay and Dunst.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Epidendrum rugulosum</i> Schltr.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Epidendrum ruizianum</i> Steud.	Epidendreae	Epidendroideae	ET	Tr	M
<i>Epidendrum santaclarens</i> Ames	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Epidendrum scharfii</i> Hágsater and Dodson	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	Pr
<i>Epidendrum schlimii</i> Rchb.f.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	Pr
<i>Epidendrum sculptum</i> Rchb.f.	Epidendreae	Epidendroideae	E	W	Lo
<i>Epidendrum secundum</i> Jacq.	Epidendreae	Epidendroideae	LT	Tr	
<i>Epidendrum silverstonei</i> Hágsater	Epidendreae	Epidendroideae	E	N	M
<i>Epidendrum siphonosepalum</i> Garay and Dunst.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Epidendrum spathatum</i> Schltr.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Es	
<i>Epidendrum spilotum</i> Garay and Dunst.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Epidendrum stamfordianum</i> Bateman	Epidendreae	Epidendroideae	E	N	
<i>Epidendrum stangeanum</i> Rchb.f.	Epidendreae	Epidendroideae	E	W	Lo
<i>Epidendrum stellidiforme</i> Hágsater and Dodson	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	Pr
<i>Epidendrum summerhayesii</i> Hágsater	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Epidendrum tridens</i> I.Bock	Epidendreae	Epidendroideae	EL	Tr	
* <i>Epidendrum tropinectarium</i> Hágsater and E. Santiago	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	M
<i>Epidendrum uribei</i> A.D. Hawkes	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	Hm
<i>Epidendrum villotae</i> Hágsater and Dodson	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Epidendrum vincentinum</i> Lindl.	Epidendreae	Epidendroideae	EL	Tr	
<i>Epidendrum wallisii</i> Rchb.f.	Epidendreae	Epidendroideae	EL	Tr	
<i>Epidendrum xanthinum</i> Lindl.	Epidendreae	Epidendroideae	T	Tr	
<i>Epidendrum xanthoanthinum</i> Hágsater	Epidendreae	Epidendroideae	T	Tr	M
<i>Epistephium elatum</i> Kunth	Vanillineae	Vanilloideae	T	Tr	Pr
<i>Eulophia alta</i> (L.) Fawc. and Rendle	Cymbidieae	Epidendroideae	T	Tr	
<i>Eurystyles cotyledon</i> Wawra	Cranichideae	Orchidoideae	E	Tr	
<i>Evelyna capitata</i> Poepp. and Endl.	Sobralieae	Epidendroideae	ELT	Tr	M
<i>Fronitaria caulescens</i> (Lindl.) Luer	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	Hm
<i>Galeandra beyrichii</i> Rchb.f.	Cymbidieae	Epidendroideae	T	Tr	
<i>Gerlachia tricornis</i> (Lindl.) Szlach.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Gomphichis altissima</i> Renz	Cranichideae	Orchidoideae	T	DD	M
<i>Gomphichis scaposa</i> Schltr.	Cranichideae	Orchidoideae	T	Tr	Hm
<i>Gomphichis traceyae</i> Rolfe	Cranichideae	Orchidoideae	T	Tr	P
<i>Gongora gratulabunda</i> Rchb.f.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Govenia utriculata</i> (Sw.) Lindl.	Calypsoeae	Epidendroideae	T	Tr	Pr
<i>Habenaria monorrhiza</i> (Sw.) Rchb. f.	Orchideae	Orchidoideae	T	Tr	
<i>Habenaria repens</i> Nutt.	Orchideae	Orchidoideae	T	Tr	
<i>Heteranthocidium abortivum</i> (Rchb.f.) Szlach., Mytnik and Romowicz	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Heteranthocidium adelaidae</i> (Königer) Szlach.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	S	M
<i>Heteranthocidium cultratum</i> (Lindl.) Szlach.	Cymbidieae	Epidendroideae	ET	S	P
<i>Heteranthocidium heteranthum</i> (Poepp. and Endl.) Szlach., Mytnik and Romowicz	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Heterotaxis crassifolia</i> Lindl.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Heterotaxis equitans</i> (Schltr.) Ojeda and Carnevali	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Heterotaxis fritzii</i> Ojeda and Carnevali	Cymbidieae	Epidendroideae	T	S	M
* <i>Houlletia conspersa</i> P. Ortiz	Cymbidieae	Epidendroideae	E	DD	M
<i>Huntleya burtii</i> (Endres and Rchb.f.) Pfitzer	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	U
<i>Huntleya wallisii</i> (Rchb.f.) Rolfe	Cymbidieae	Epidendroideae	E	W	Lo
<i>Ionopsis utricularioides</i> (Sw.) Lindl.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Jacquinella globosa</i> (Jacq.) Schltr.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Jacquinella pedunculata</i> Dressler	Epidendreae	Epidendroideae	E	W	Lo

<i>Species</i>	<i>Tribe</i>	<i>Subfamily</i>	<i>Habit</i>	<i>Directional element</i>	<i>Altitudinal element</i>
<i>Jacquiella teretifolia</i> (Sw.) Britton and P. Wilson	Epidendreae	Epidendroideae	E	N	
<i>Kefersteinia niesseniae</i> P. Ortiz	Cymbidieae	Epidendroideae	E	DD	DD
<i>Kefersteinia tolimensis</i> Schltr.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Koellensteinia graminea</i> (Lindl.) Rchb.f.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Lepanthes aciculifolia</i> Luer	Epidendreae	Epidendroideae	E	S	M
<i>Lepanthes auriculata</i> Luer	Epidendreae	Epidendroideae	ET	S	
* <i>Lepanthes auspicata</i> Luer and R. Escobar	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	M
* <i>Lepanthes caetanoae</i> Pérez, Parra and Kolan.	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	M
* <i>Lepanthes calimae</i> P. Ortiz	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	M
<i>Lepanthes calodictyon</i> Hook.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	Pr
<i>Lepanthes cincinnata</i> Luer and R. Escobar	Epidendreae	Epidendroideae	E	N	DD
<i>Lepanthes cingens</i> Luer and R. Escobar	Epidendreae	Epidendroideae	E	N	M
<i>Lepanthes cornualis</i> Luer and R. Escobar	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	Hm
* <i>Lepanthes cuatrecasasii</i> Luer	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	Hm
* <i>Lepanthes declivis</i> Luer and R. Escobar	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	M
<i>Lepanthes dunstervilleorum</i> Foldats	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	P
<i>Lepanthes elata</i> Rchb.f.	Epidendreae	Epidendroideae	E	N	M
<i>Lepanthes felis</i> Luer and R. Escobar	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
* <i>Lepanthes foreroi</i> P. Ortiz, O. Pérez and E. Parra	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	M
* <i>Lepanthes giraldoi</i> Luer	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	M
* <i>Lepanthes labiata</i> Luer	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	Lo
<i>Lepanthes lycocephala</i> Luer and R. Escobar	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Lepanthes manabina</i> Dodson	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Lepanthes ollaris</i> Luer and R. Escobar	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Lepanthes ophelma</i> Luer and R. Escobar	Epidendreae	Epidendroideae	E	N	M
* <i>Lepanthes ortiziana</i> O.Pérez, E. Parra and Kolan.	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	M
* <i>Lepanthes oteroi</i> Luer	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	DD
<i>Lepanthes pseudocaulescens</i> L.B. Sm. and S.K. Harris	Epidendreae	Epidendroideae	E	S	M
<i>Lepanthes quadricornis</i> Luer and R. Escobar	Epidendreae	Epidendroideae	E	S	M
* <i>Lepanthes refracta</i> Luer	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	DD
<i>Lepanthes ribes</i> Luer	Epidendreae	Epidendroideae	E	S	M
* <i>Lepanthes rutrum</i> Luer and R. Escobar	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	Pr
* <i>Lepanthes silverstonei</i> Luer	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	M
<i>Lepanthes stellaris</i> Luer and Hirtz	Epidendreae	Epidendroideae	E	S	M
<i>Lepanthes trimerinx</i> Luer	Epidendreae	Epidendroideae	E	S	M
* <i>Lepanthes tsubotae</i> Luer and R. Escobar	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	M
* <i>Lepanthes yubarta</i> E. Calderón	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	M
<i>Lepanthopsis acuminata</i> Ames	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Lepanthopsis floripecten</i> (Rchb.f.) Ames	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Ligeophila juruenensis</i> (Hoehne) Garay	Cranichideae	Orchidoideae	T	Tr	
<i>Liparis nervosa</i> (Thunb.) Lindl.	Malaxideae	Epidendroideae	LT	Tr	
<i>Lockhartia longifolia</i> (Lindl.) Schltr.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	M
* <i>Lockhartia niesseniae</i> Kolan. and O. Pérez	Cymbidieae	Epidendroideae	E	DD	Pr
<i>Lycaste macrophylla</i> (Poepp. and Endl.) Lindl.	Cymbidieae	Epidendroideae	LT	Tr	
* <i>Macroclinium escobarianum</i> Dodson ex Pupulin	Cymbidieae	Epidendroideae	E	DD	M
<i>Malaxis excavata</i> (Lindl.) Kuntze	Malaxideae	Epidendroideae	T	Tr	M
<i>Malaxis moritzii</i> (Ridl.) Kuntze	Malaxideae	Epidendroideae	T	Tr	M
<i>Marsupiaria valenzuelana</i> (A. Rich.) Garay	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Masdevallia bicolor</i> Poepp. and Endl.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Masdevallia caesia</i> Roezl	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Masdevallia chimboensis</i> Kraenzl.	Epidendreae	Epidendroideae	E	W	Lo
<i>Masdevallia filaria</i> Luer and R. Escobar	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Masdevallia geminiflora</i> P. Ortiz	Epidendreae	Epidendroideae	ET	Tr	
<i>Masdevallia laevis</i> Lindl.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	P
<i>Masdevallia molossus</i> Rchb.f.	Epidendreae	Epidendroideae	E	N	M
<i>Masdevallia mutica</i> Luer and R. Escobar	Epidendreae	Epidendroideae	E	N	M
<i>Masdevallia nidifica</i> Rchb.f.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M

Species	Tribe	Subfamily	Habit	Directional element	Altitudinal element
* <i>Masdevallia niesseniae</i> Luer	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	M
<i>Masdevallia picturata</i> Rchb.f.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Es	
<i>Masdevallia platyglossa</i> Rchb.f.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Masdevallia pteroglossa</i> Schltr.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Masdevallia schizopetala</i> Kraenzl.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Masdevallia strumifera</i> Rchb.f.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
* <i>Masdevallia strumosa</i> P. Ortiz and E. Calderón	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	Hm
<i>Masdevallia uncifera</i> Rchb.f.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Masdevallia zahlbruckneri</i> Kraenzl.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Maxillaria acuminata</i> Lindl.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Maxillaria aequiloba</i> Schltr.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Maxillaria brunnea</i> Linden and Rchb.f.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	Pr
<i>Maxillaria carolinii</i> Christenson	Cymbidieae	Epidendroideae	E	DD	DD
<i>Maxillaria caulina</i> Schltr.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Es	
<i>Maxillaria fractiflexa</i> Rchb.f.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Maxillaria friedrichsthalii</i> Rchb.f.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	Pr
<i>Maxillaria gentryi</i> Dodson	Cymbidieae	Epidendroideae	E	S	
<i>Maxillaria hennisiana</i> Schltr.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Maxillaria lepidota</i> Lindl.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Maxillaria longissima</i> Lindl.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Maxillaria meridensis</i> Lindl.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Maxillaria nanegalensis</i> Rchb.f.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	DD
<i>Maxillaria niesseniae</i> Christenson	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	DD
<i>Maxillaria pseudoreichenheimiana</i> Dodson	Cymbidieae	Epidendroideae	E	S	
<i>Maxillaria rodrigueziana</i> J.T. Atwood and Mora-Ret.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	N	M
<i>Maxillaria speciosa</i> Rchb.f.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	M
* <i>Maxillaria strictifolia</i> P. Ortiz	Cymbidieae	Epidendroideae	E	DD	M
<i>Maxillariella lawrenceana</i> (Rolfe) M.A. Blanco and Carnevali	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Es	
<i>Maxillariella variabilis</i> (Bateman ex Lindl.) M.A. Blanco and Carnevali	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Microchilus arietinus</i> (Rchb.f. and Warm.) Ormerod	Cranichideae	Orchidoideae	T	Tr	
* <i>Microchilus aspidogynoides</i> Ormerod	Cranichideae	Orchidoideae	T	DD	U
* <i>Microchilus canaliculatus</i> Ormerod	Cranichideae	Orchidoideae	T	DD	Pr
<i>Microchilus constrictus</i> Ormerod	Cranichideae	Orchidoideae	T	Tr	U
* <i>Microchilus dryanderiae</i> Ormerod	Cranichideae	Orchidoideae	T	DD	M
* <i>Microchilus gentryi</i> Ormerod	Cranichideae	Orchidoideae	T	DD	M
* <i>Microchilus giraldo-gensinii</i> Ormerod	Cranichideae	Orchidoideae	T	DD	M
<i>Microchilus major</i> C. Presl	Cranichideae	Orchidoideae	T	Tr	M
* <i>Microchilus nugax</i> Ormerod	Cranichideae	Orchidoideae	T	DD	
<i>Microchilus procerus</i> (Schltr.) Ormerod	Cranichideae	Orchidoideae	T	Tr	M
* <i>Microchilus queremalensis</i> Ormerod	Cranichideae	Orchidoideae	T	DD	Pr
<i>Microchilus sparreorum</i> (Garay) Ormerod	Cranichideae	Orchidoideae	T	S	M
<i>Microchilus venezuelanus</i> (Garay and Dunst.) Ormerod	Cranichideae	Orchidoideae	T	N	M
* <i>Microchilus vilnerae</i> Ormerod	Cranichideae	Orchidoideae	T	DD	M
* <i>Microchilus zingarae</i> Ormerod	Cranichideae	Orchidoideae	T	DD	M
<i>Miltoniopsis roezlii</i> (Rchb.f.) God.-Leb.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Miltoniopsis vexillaria</i> (Rchb.f.) God.-Leb.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Monophyllorchis maculata</i> Garay	Triphoreae	Epidendroideae	T	W	Lo
<i>Monophyllorchis microstyloides</i> (Rchb.f.) Garay	Triphoreae	Epidendroideae	T	Tr	M
<i>Mormodes lawrenceana</i> Rolfe	Cymbidieae	Epidendroideae	E	W	Lo
<i>Mormolyca aureoglobula</i> (Christenson) M.A. Blanco	Cymbidieae	Epidendroideae	E	DD	DD
<i>Mormolyca hedwigiae</i> (Hamer and Dodson) M.A. Blanco	Cymbidieae	Epidendroideae	E	W	Lo
<i>Mormolyca rufescens</i> (Lindl.) M. A. Blanco	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	
* <i>Mormolyca sanantonioensis</i> (Christenson) M.A. Blanco	Cymbidieae	Epidendroideae	E	DD	DD

Species	Tribe	Subfamily	Habit	Directional element	Altitudinal element
<i>Mormolyca tenuibulba</i> (Christenson) M.A. Blanco	Cymbidieae	Epidendroideae	E	DD	Pr
<i>Notylia sagittifera</i> (Kunth) Link, Klotzsch and Otto	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Octomeria brevifolia</i> Cogn.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Odontoglossum aureopurpureum</i> Rchb. f.	Cymbidieae	Epidendroideae	ET	Tr	
<i>Odontoglossum costatum</i> Lindl.	Cymbidieae	Epidendroideae	LT	Es	
<i>Odontoglossum cristatellum</i> Rchb.f.	Cymbidieae	Epidendroideae	ET	S	Hm
<i>Odontoglossum luteopurpureum</i> Lindl.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	DD	M
<i>Odontoglossum pardinum</i> (Lindl.) Lindl.	Cymbidieae	Epidendroideae	ET	Tr	
<i>Odontoglossum portmannii</i> Bockemühl	Cymbidieae	Epidendroideae	E	DD	M
<i>Odontoglossum ramosissimum</i> Lindl.	Cymbidieae	Epidendroideae	ET	Tr	Hm
<i>Odontoglossum ramulosum</i> Lindl.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Odontoglossum revolutum</i> Lindl.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	P
<i>Oncidium baueri</i> Lindl.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Oncidium chrysomorphum</i> Lindl.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Oncidium dichromaticum</i> Rchb.f.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	DD	Lo
<i>Oncidium niesseniae</i> Königer	Cymbidieae	Epidendroideae	E	DD	U
<i>Oncidium pictum</i> Kunth	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Oncidium pyramidale</i> Lindl.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Ornithidium aggregatum</i> (Kunth) Rchb.f.	Cymbidieae	Epidendroideae	ELT	Es	
<i>Ornithidium aureum</i> Poepp. and Endl.	Cymbidieae	Epidendroideae	ET	Tr	
<i>Otoglossum coronarium</i> (Lindl.) Garay and Dunst.	Cymbidieae	Epidendroideae	ET	Tr	DD
<i>Pachyphyllum crystallinum</i> Lindl.	Cymbidieae	Epidendroideae	EL	Tr	P
<i>Pachyphyllum micranthum</i> Schltr.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	DD	P
<i>Pachyphyllum squarrosus</i> Lindl.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	S	P
<i>Pelexia olivacea</i> Rolfe	Cranichideae	Orchidoideae	T	Tr	
<i>Pescatoria klabochorum</i> Rchb.f.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	DD	
<i>Phragmipedium andreettae</i> P.J. Cribb and Pupulin	Phragmipediaceae	Cypripedioideae	L	S	Pr
<i>Phragmipedium fischeri</i>	Phragmipediaceae	Cypripedioideae	L	S	Pr
<i>Phragmipedium longifolium</i> (Warsz. and Rchb.f.) Rolfe	Phragmipediaceae	Cypripedioideae	LT	Tr	
<i>Phragmipedium schlimii</i> (Linden ex Rchb.f.) Rolfe	Phragmipediaceae	Cypripedioideae	LT	Tr	Pr
* <i>Platystele beatricis</i> P. Ortiz	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	DD
<i>Platystele consobrina</i> Luer	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Platystele misera</i> (Lindl.) Garay	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Platystele oxyglossa</i> (Schltr.) Garay	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Pleurothallis antennifera</i> Lindl.	Epidendreae	Epidendroideae	ET	Es	
<i>Pleurothallis aves-seriales</i> Luer and R. Escobar	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Pleurothallis biserrula</i> Rchb.f.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Pleurothallis chloroleuca</i> Lindl.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Pleurothallis circinata</i> Luer	Epidendreae	Epidendroideae	E	N	M
<i>Pleurothallis divaricans</i> Schltr.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Pleurothallis imber-florum</i> Luer and R. Escobar	Epidendreae	Epidendroideae	E	N	M
* <i>Pleurothallis incongrua</i> Luer	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	M
<i>Pleurothallis jaculifera</i> Luer and R. Escobar	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Pleurothallis lindenii</i> Lindl.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	Hm
* <i>Pleurothallis manicosa</i> Luer and R. Escobar	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	M
* <i>Pleurothallis nellyae</i> P. Ortiz	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	DD
<i>Pleurothallis notabilis</i> Luer and R. Escobar	Epidendreae	Epidendroideae	E	N	M
<i>Pleurothallis pedunculata</i> (Klotzsch) Rchb.f.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Pleurothallis penicillata</i> Luer	Epidendreae	Epidendroideae	E	S	DD
<i>Pleurothallis phratria</i> Luer and Hirtz	Epidendreae	Epidendroideae	E	S	M
<i>Pleurothallis ramificans</i> Luer	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	Hm
<i>Pleurothallis ruscifolia</i> (Jacq.) R.Br.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Pleurothallis secunda</i> Poepp. and Endl.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Pleurothallis silverstonei</i> Luer	Epidendreae	Epidendroideae	E	N	M
<i>Pleurothallis talpinaria</i> Rchb.f.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Es	
<i>Polycynis barbata</i> (Lindl.) Rchb.f.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	Pr
<i>Polystachya concreta</i> (Jacq.) Garay and H.R. Sweet	Vandeae	Epidendroideae	E	Tr	Pr

Species	Tribe	Subfamily	Habit	Directional element	Altitudinal element
<i>Polystachya foliosa</i> (Hook.) Rchb.f.	Vandaeae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Ponthieva diptera</i> Linden and Rchb.f.	Cranichideae	Orchidoideae	T	Tr	
<i>Ponthieva microglossa</i> Schltr.	Cranichideae	Orchidoideae	T	DD	Hm
<i>Ponthieva racemosa</i> (Walter) C.Mohr	Cranichideae	Orchidoideae	T	Tr	
<i>Ponthieva villosa</i> Lindl.	Cranichideae	Orchidoideae	T	S	M
<i>Porroglossum eduardii</i> (Rchb.f.) H.R. Sweet	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Porroglossum muscosum</i> (Rchb.f.) Schltr.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Prescottia petiolaris</i> Lindl.	Cranichideae	Orchidoideae	T	Tr	Pr
<i>Prescottia stachyodes</i> (Sw.) Lindl.	Cranichideae	Orchidoideae	T	Tr	
<i>Prosthechea grammatoglossa</i> (Rchb.f.) W.E. Higgins	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Prosthechea lindenii</i> (Lindl.) W.E. Higgins	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Prosthechea livida</i> (Lindl.) W.E.Higgins	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Prosthechea venezuelana</i> (Schltr.) W.E.Higgins	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Prosthechea vespa</i> (Vell.) W.E. Higgins	Epidendreae	Epidendroideae	ET	Tr	
<i>Pseudocentrum macrostachyum</i> Lindl.	Cranichideae	Orchidoideae	T	S	M
<i>Psilochilus macrophyllus</i> (Lindl.) Ames	Triphoreae	Epidendroideae	T	Tr	
* <i>Psilochilus vallecucanus</i> Kolan. and Szlach.	Triphoreae	Epidendroideae	T	DD	M
<i>Psychopsis krameriana</i> (Rchb.f.) H.G. Jones	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Psymorchis pumilio</i> (Rchb.f.) Dodson and Dressler	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Psymorchis pusilla</i> (L.) Dodson and Dressler	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Pterichis galeata</i> Lindl.	Cranichideae	Orchidoideae	T	Tr	
<i>Restrepia antennifera</i> Kunth	Epidendreae	Epidendroideae	E	Es	
<i>Restrepia brachypus</i> Rchb.f.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
* <i>Restrepia chrysoglossa</i> Luer and R. Escobar	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	M
<i>Restrepia contorta</i> (Ruiz and Pav.) Luer	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Restrepia flosculata</i> Luer	Epidendreae	Epidendroideae	E	S	
<i>Restrepia trichoglossa</i> F.Lehm. ex Sander	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
* <i>Restrepiopsis lehmannii</i> Luer	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	Lo
* <i>Restrepiopsis niesseniae</i> Luer	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	DD
<i>Restrepiopsis tubulosa</i> (Lindl.) Luer	Epidendreae	Epidendroideae	EL	W	Lo
<i>Rodriguezia granadensis</i> (Lindl.) Rchb.f.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Rodriguezia lanceolata</i> Ruiz and Pav.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Scaphosepalum odontochilum</i> Kraenzl.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Scaphosepalum swertiiifolium</i> (Rchb.f.) Rolfe	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Scaphyglottis aurea</i> (Rchb.f.) Foldats	Epidendreae	Epidendroideae	ET	Tr	M
<i>Scaphyglottis gentryi</i> Dodson and Monsalve	Epidendreae	Epidendroideae	E	W	Lo
<i>Scaphyglottis longicaulis</i> S.Watson	Epidendreae	Epidendroideae	E	W	Lo
<i>Scaphyglottis minutiflora</i> Ames and Correll	Epidendreae	Epidendroideae	E	W	Lo
<i>Scaphyglottis prolifera</i> (R.Br.) Cogn.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Scaphyglottis propinqua</i> C.Schweinf.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	U
<i>Scaphyglottis punctulata</i> (Rchb.f.) C. Schweinf.	Epidendreae	Epidendroideae	ET	Tr	M
* <i>Scaphyglottis triloba</i> B.R. Adams	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	M
* <i>Schlimmia pandurata</i> Schltr.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	DD	M
<i>Schlimmia trifida</i> Rchb. f.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Selenipedium aequinoctiale</i> Garay	Phragmipediaceae	Cypripedioideae	T	W	Lo
<i>Sertifera major</i> Schltr.	Sobralieae	Epidendroideae	T	S	M
<i>Sigmatostalix cuculligera</i> (Schltr.) Garay	Cymbidieae	Epidendroideae	E	N	M
<i>Sigmatostalix picturatissima</i> Kraenzl.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	U
<i>Sigmatostalix sergii</i> P. Ortiz	Cymbidieae	Epidendroideae	E	S	M
<i>Sobralia bimaculata</i> Garay	Sobralieae	Epidendroideae	T	Tr	M
<i>Sobralia cattleya</i> Rchb.f.	Sobralieae	Epidendroideae	T	Tr	M
<i>Sobralia crocea</i> (Poepp. and Endl.) Rchb.f.	Sobralieae	Epidendroideae	ET	Tr	M
<i>Sobralia decora</i> Bateman	Sobralieae	Epidendroideae	ET	Tr	M
<i>Sobralia dichotoma</i> Ruiz and Pav.	Sobralieae	Epidendroideae	T	Tr	M
<i>Sobralia gloriosa</i> Rchb.f.	Sobralieae	Epidendroideae	T	Tr	M
<i>Sobralia klotzschiana</i> Rchb.f.	Sobralieae	Epidendroideae	T	Tr	M
<i>Sobralia macrophylla</i> Rchb.f.	Sobralieae	Epidendroideae	ET	Tr	Pr

<i>Species</i>	<i>Tribe</i>	<i>Subfamily</i>	<i>Habit</i>	<i>Directional element</i>	<i>Altitudinal element</i>
<i>Sobralia pulcherrima</i> Garay	Sobralieae	Epidendroideae	T	Tr	
<i>Sobralia roezlii</i> Rchb.f.	Sobralieae	Epidendroideae	T	Tr	M
<i>Sobralia rosea</i> Poepp. and Endl.	Sobralieae	Epidendroideae	T	Tr	
<i>Sobralia violacea</i> Linden ex Lindl.	Sobralieae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Sobralia virginialis</i> Peeters and Cogn.	Sobralieae	Epidendroideae	T	Tr	M
<i>Sobralia xantholeuca</i> B.S. Williams	Sobralieae	Epidendroideae	ET	Tr	M
<i>Soterosanthus shephardii</i> (Rolfe) Jenny	Cymbidieae	Epidendroideae	E	W	Lo
<i>Specklinia acuminata</i> (Kunth) Lindl.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Es	
<i>Specklinia angustilabia</i> (Schltr.) Luer	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Specklinia aryter</i> (Luer) Luer	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	Pr
<i>Specklinia barbulata</i> (Lindl.) Luer	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Specklinia campylotyle</i> (P. Ortiz) Pridgeon and M.W. Chase	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Specklinia capillaris</i> (Lindl.) Luer	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	Pr
<i>Specklinia corniculata</i> (Sw.) Steud.	Epidendreae	Epidendroideae	E	N	
<i>Specklinia gelida</i> (Lindl.) Luer	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Specklinia grobyi</i> (Bateman ex Lindl.) F. Barros	Epidendreae	Epidendroideae	E	W	Lo
<i>Specklinia minutissima</i> (Luer) Luer	Epidendreae	Epidendroideae	E	W	Lo
<i>Specklinia muricaudata</i> (Luer) Luer	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
* <i>Specklinia niesseniae</i> (Luer) Luer	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	DD
* <i>Specklinia pereziana</i> Kolan.	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	Lo
<i>Specklinia picta</i> (Lindl.) Pridgeon and M.W. Chase	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
* <i>Specklinia purpurella</i> (Luer) Pridgeon and M.W. Chase	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	DD
<i>Specklinia semperflorens</i> (Lindl.) Pridgeon and M.W. Chase	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Specklinia tripterantha</i> (Rchb.f.) Luer	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Sphyrastylis ecuadorensis</i> Garay	Cymbidieae	Epidendroideae	E	S	M
<i>Stelis alata</i> Lindl.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Es	
<i>Stelis argentata</i> Lindl.	Epidendreae	Epidendroideae	ET	Tr	
<i>Stelis bigibba</i> Schltr.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
* <i>Stelis cauae</i> Schltr.	Epidendreae	Epidendroideae	ET	DD	M
<i>Stelis chamaestelis</i> (Rchb.f.) Garay and Dunst.	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	
* <i>Stelis clipeus</i> O. Duque	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	M
<i>Stelis decepiens</i> Schltr.	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	
<i>Stelis lanceolata</i> (Ruiz and Pav.) Willd.	Epidendreae	Epidendroideae	ET	Tr	M
<i>Stelis lankesteri</i> Ames	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	M
<i>Stelis lindenii</i> Lindl.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
* <i>Stelis macropoda</i> Schltr.	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	M
<i>Stelis micrantha</i> (Sw.) Sw.	Epidendreae	Epidendroideae	E	W	Lo
<i>Stelis morganii</i> Dodson and Garay	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	M
<i>Stelis pardipes</i> Rchb.f.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Stelis perpusilliflora</i> Cogn	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	Pr
<i>Stelis preclara</i> Luer and Hirtz	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	M
<i>Stelis purdiaei</i> Lindl.	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	M
<i>Stelis purpurea</i> (Ruiz and Pav.) Willd.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Stelis pusilla</i> Kunth	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
* <i>Stelis rhamphosa</i> O. Duque	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	M
* <i>Stelis scaphoides</i> O. Duque	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	M
<i>Stelis sellaformis</i> O. Duque	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Stelis spathulata</i> Poepp. and Endl.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
* <i>Stelis stella</i> O. Duque	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	
<i>Stelis superbiens</i> Lindl.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Stelis tridactylon</i> Luer	Epidendreae	Epidendroideae	E	S	M
<i>Stellilabium lankesteri</i> (Ames) Dressler	Cymbidieae	Epidendroideae	E	N	M
<i>Stellilabium pogonostalix</i> (Rchb. f.) Garay and Dunst.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Stenorrhynchos speciosum</i> (Jacq.) Rich.	Cranichideae	Orchidoideae	ET	Tr	M

<i>Species</i>	<i>Tribe</i>	<i>Subfamily</i>	<i>Habit</i>	<i>Directional element</i>	<i>Altitudinal element</i>
<i>Sudamerlycaste fimbriata</i> (Poepp. and Endl.) Archila	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	Pr
<i>Sudamerlycaste longipetala</i> (Ruiz and Pav.) Archila	Cymbidieae	Epidendroideae	ELT	Tr	M
<i>Tadeastrum reichenbachianum</i> (Roezl ex Rchb.f.) Szlach.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	
* <i>Telipogon mariae</i> P. Ortiz	Cymbidieae	Epidendroideae	E	DD	M
<i>Teuscheria pickiana</i> (Schltr.) Garay	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	Pr
<i>Trevoria escobariana</i> Garay	Cymbidieae	Epidendroideae	E	DD	DD
<i>Trichosalpinx chamaelepanthes</i> (Rchb.f.) Luer	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Trichosalpinx ciliaris</i> (Lindl.) Luer	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
* <i>Trichosalpinx decorata</i> Luer and R. Escobar	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	M
<i>Trichosalpinx ectopa</i> Luer	Epidendreae	Epidendroideae	E	N	M
<i>Trichosalpinx intricata</i> (Lindl.) Luer	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Trichosalpinx pergrata</i> (Ames) Luer	Epidendreae	Epidendroideae	E	N	M
<i>Trichosalpinx pseudolepanthes</i> Luer and R. Escobar	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Trigonidium egertonianum</i> Bateman ex Lindl.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Trigonidium riopalenquense</i> Dodson	Cymbidieae	Epidendroideae	E	W	Lo
<i>Trigonochilum camiciferum</i> (Rchb.f. ex Lindl.) Königer	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Trigonochilum flexuosum</i> (Kunth) Königer and Schildhauer	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Trigonochilum meirax</i> (Rchb. f.) Königer and Schildhauer	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Trigonochilum murinum</i> (Rchb.f.) Königer and Schildh.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Trigonochilum williamsianum</i> (Dodson) Königer	Cymbidieae	Epidendroideae	E	DD	M
<i>Trizeuxis falcata</i> Lindl.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Uncifera amaliae</i> (Luer and R. Escobar) Luer	Epidendreae	Epidendroideae	E	S	
<i>Vanilla dressleri</i> Soto Arenas	Vanillineae	Vanilloideae	EV	N	
<i>Vanilla odorata</i> C. Presl	Vanillineae	Vanilloideae	E	Tr	Pr
<i>Vanilla planifolia</i> Jacks. ex Andrews	Vanillineae	Vanilloideae	EV		
<i>Vitekorchis obryzata</i> (Rchb.f. and Warsz.) Romowicz and Szlach.	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Warrea warreana</i> (Lodd. ex Lindl.) C. Schweinf.	Cymbidieae	Epidendroideae	T	Tr	M
<i>Wulfschlaegelia calcarata</i> Benth.	Calypsoeae	Epidendroideae	T	W	Lo
<i>Xylobium corrugatum</i> (Lindl.) Rolfe	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	Pr
<i>Xylobium leontoglossum</i> (Rchb.f.) Benth. ex Rolfe	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Xylobium pallidiflorum</i> (Hook.) G. Nicholson	Cymbidieae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Zosterophyllum anthos amphygia</i> (Luer and R. Escobar) Szlach.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Zosterophyllum anthos ascera</i> (Luer and R. Escobar) Szlach. and Kulak	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Zosterophyllum anthos baccatus</i> (Luer) Szlach.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Zosterophyllum anthos bivalvis</i> (Lindl.) Szlach	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	Pr
<i>Zosterophyllum anthos cardiostola</i> (Rchb.f.) Szlach. and Kulak	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Zosterophyllum anthos colossus</i> (Kraenzl. ex Kerch.) Szlach.	Epidendreae	Epidendroideae	ET	Tr	M
<i>Zosterophyllum anthos cordata</i> (Ruiz and Pav.) Szlach.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	
<i>Zosterophyllum anthos cordifolius</i> (Rchb.f. and H. Wagener) Szlach. and Kulak	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Zosterophyllum anthos giraldoi</i> (Luer) Szlach. and Kulak	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
<i>Zosterophyllum anthos grandiflorus</i> (Lindl.) Szlach. and Marg.	Epidendreae	Epidendroideae	ET	Tr	
* <i>Zosterophyllum anthos marthae</i> (Luer and R. Escobar) Szlach.	Epidendreae	Epidendroideae	ET	DD	Pr
<i>Zosterophyllum anthos matudanus</i> (C. Schweinf.) Szlach. and Marg.	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M

<i>Species</i>	<i>Tribe</i>	<i>Subfamily</i>	<i>Habit</i>	<i>Directional element</i>	<i>Altitudinal element</i>
<i>Zosterophyllum pileata</i> (Luer and R. Escobar) Szlach. and Kulak	Epidendreae	Epidendroideae	E	N	M
<i>Zosterophyllum ruberrimus</i> (Lindl.) Szlach. and Kulak	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	M
* <i>Zosterophyllum sagittilabia</i> (Luer) Szlach.	Epidendreae	Epidendroideae	E	DD	M
<i>Zosterophyllum titan</i> (Luer) Szlach. and Kulak	Epidendreae	Epidendroideae	E	Tr	Pr



Review of the geographic distribution of *Hoffmannola hansii* (Gastropoda: Pulmonata) in the Mexican Pacific

Revisión del ámbito de distribución geográfica de *Hoffmannola hansii* (Gastropoda: Pulmonata) en el Pacífico mexicano

Omar Hernando Avila-Poveda^{1✉}, Quetzalli Yasú Abadia-Chanona², Raúl Herrera-Fragoso³ and Benoît Dayrat⁴

¹División de Estudios de Posgrado, Universidad del Mar, 70902 Puerto Ángel, Oaxaca, Mexico.

²Licenciatura en Biología Marina, Universidad del Mar, 70902 Puerto Ángel, Oaxaca, Mexico. Present address: Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional, 23096 La Paz, Baja California Sur, Mexico.

³Universidad La Salle-Nezahualcóyotl, Av. Bordo de Xochiaca, 57300 Nezahualcóyotl, Estado de México, Mexico.

⁴Department of Biology, Pennsylvania State University, University Park, 16802 PA, USA.

✉ oavila@colombia.com

Abstract. *Hoffmannola hansii* (Mexican intertidal leather slug) is traditionally reported as an endemic species to the Gulf of California, Mexico. However, its presence in the southern Mexican Pacific has been mentioned in regional checklists and reports. Here we provide new records of *H. hansii* populations from at least 3 locations from Oaxaca, Mexico. The anatomical characteristics useful for *H. hansii* identification are described for both, living and preserved specimens. Specimen's reports from the Gulf of California to Oaxaca, Mexico, are mentioned, yielding a revised distribution throughout the Mexican Pacific. A map with the wider geographic distribution of *H. hansii* is also updated. Therefore, this species is not "endemic" to the Gulf of California, but is distributed throughout the Mexican Pacific. However its distribution is discontinuous with the possible existence of 2 cryptic species geographically separated by the Sinaloan gap: 1 in the North (Gulf of California) and 1 in the South. Additional work is needed to explore in more detail the complete geographical range of *H. hansii* populations on the entire Mexican Pacific Coast.

Key words: Mollusca, Onchidiidae, non-endemic, Oaxaca, Gulf of California, Tropical Eastern Pacific (TEP), geographical range, cryptic species.

Resumen. *Hoffmannola hansii* (babosa de cuero intermareal mexicana) es tradicionalmente registrada como una especie endémica del golfo de California, México. Sin embargo, su presencia en el sur del Pacífico mexicano ha sido mencionada en listas de control y en informes regionales. Ofrecemos nuevos registros de poblaciones de *H. hansii* de al menos 3 localidades de Oaxaca, México. Las características anatómicas que ayudan a identificar a *H. Hansii* se describen para ejemplares vivos y conservados. Se mencionan los ejemplares desde el golfo de California hasta Oaxaca, México, proporcionando una distribución ampliada a lo largo del Pacífico mexicano. Un mapa con la distribución geográfica de *H. Hansii* también se actualiza. Por lo tanto, esta especie no es endémica del golfo de California, sino que está bien distribuida en el Pacífico mexicano. Sin embargo, su distribución es discontinua, con la posible existencia de 2 especies crípticas geográficamente separadas por la brecha sinaloense: una en el Norte (golfo de California) y otra en el Sur. Sigue siendo necesario realizar trabajo adicional para explorar en mayor detalle la distribución geográfica completa de las poblaciones de *H. hansii* en toda la costa del Pacífico mexicano.

Palabras clave: Mollusca, Onchidiidae, no endémico, Oaxaca, golfo de California, Pacífico Oriental Tropical (POT), ámbito geográfico, especies crípticas.

Introduction

Currently, the Onchidiidae (Mollusca: Gastropoda: Pulmonata) is classified within the pulmonate gastropods (Holznagel et al., 2010; Wu et al., 2010; Dayrat et al., 2011a). However, its phylogenetic position has been

heavily debated during the last 8 decades. Authors have considered them as opisthobranchs (Fretter, 1943; Boettger, 1954; Marcus, 1965; Marcus and Marcus, 1967; 1970), pulmonates (Bretnall, 1919; Baker, 1938; Baker, 1955; Ghiselin, 1965; Solem, 1978; Britton, 1984; Barker, 2001; Grande et al., 2004; Dayrat, 2009; Dayrat et al., 2011a,b), euthyneurans (Marcus and Burch, 1965; Selmi et al., 1988; Winnepenninckx et al., 1998; Dayrat and Tillier,

Recibido: 27 octubre 2012; aceptado: 01 julio 2013

2000; 2002; 2003), or even as a separate Order Onchidiida (Starobogatov, 1976) and Silicodermatae (Labbé, 1934). Regardless, Onchidiidae remains a poorly-known taxon in many regards, especially in species diversity and distribution.

The most interesting aspect of the geographic range for Onchidiidae is that almost all the genera are exclusively found in tropical and subtropical areas from the Indo-West Pacific (Bretnall, 1919; Stringer, 1969; Wu et al., 2010) and the Mediterranean Sea (Barletta and Ghisotti, 1978), excepting 4 nominal *Onchidella* species and 2 nominal *Hoffmannola* species (i.e., *H. hansi* and *H. lesliei*) that are restricted to the tropical Eastern Pacific (Dayrat, 2009; Dayrat et al., 2011b). *Onchidella* has an extensive geographical range in all the tropical Eastern Pacific; while *Hoffmannola hansi* is restricted to the Northern Gulf of California and *Hoffmannola lesliei* to the Galapagos (e.g., Marcus and Marcus, 1967, 1970; Keen, 1971; Hendrickx et al., 2005; Dayrat, 2009; Dayrat et al., 2011a).

Hoffmannola hansi Marcus and Marcus, 1967 (for nomenclatural information, see, Dayrat et al., 2011b) has been known by its description as “endemic” commonly found in the rocky, intertidal communities of the Gulf of California, Mexico, across shores from Baja California Norte, Sonora, and Sinaloa (Marcus and Marcus, 1967, 1970; Keen, 1971; Hendrickx et al., 2005; Zamora-Silva and Naranjo-García, 2008; Dayrat, 2009; ASDM, 2011; Dayrat et al., 2011a). Nevertheless, various publications, reports, and regional checklists (none of which citing any deposited material) have mentioned *H. hansi* in other Mexican states and localities outside the Gulf of California and further south into the Mexican Pacific, such as, Jalisco (Esqueda-González, 1995; Esqueda et al., 2000), Jalisco, Colima and Michoacán (Holguín-Quñones and González-Pedraza, 1994), Michoacán (Villaseñor-Gómez, 2005), Guerrero (Flores-Garza et al., 2005; 2007; Flores-Rodríguez et al., 2001, 2003, 2007, 2012; Flores-Rodríguez, 2004; Valdés-González et al., 2004) and Oaxaca (Rodríguez-Palacios et al., 1988; León-Herrera, 2000; 2001; Ramírez-González, 2008). Although they did not cite any actual specimens, those publications suggest that *H. hansi* may not be endemic to the Gulf of California.

The present study provides a review of the geographic distribution of *H. hansi* from available original literature (e.g., reports, grey literature, and regional checklists), several online databases of museum collections and specimens collected by our group Oaxaca, Mexico.

Material and methods

Specimens of different sizes of *H. hansi* were found while sampling for *Chiton (Chiton) articulatus* at Oaxaca

(Avila-Poveda, 2013; Avila-Poveda and Abadia-Chanona, 2013). They were living next to 2 other species of mollusks (*Chiton (Chiton) articulatus* and/or *Plicopurpura pansa*) within crevices at high tide, or by themselves on the surface of rocks during low tide (Fig. 1). Several specimens of *H. hansi* were collected ($n = 18$, $14 \leq TL \leq 48$ mm, total length, Fig. 2), in March, April, August, and October 2011 from 3 localities in Oaxaca, Mexico: 1) Puerto Angel ($15^{\circ}39' N$, $96^{\circ}29' W$); 2) El Faro, Puerto Angel ($15^{\circ}39' N$, $96^{\circ}30' W$), and 3) Conejos Bay, Huatulco ($15^{\circ}46' N$, $96^{\circ}04' W$).

Three specimens (45 ± 3 mm TL, Fig. 3) were relaxed and allowed to extend for 1 h, with gradual additions of tap water to the seawater, until the salinity reached half the salinity of the seawater of the sampling site (i.e., 50:50 in volume: Avila-Poveda, 2013) and accelerating the relaxation process by adding few milliliters of 10% ethanol (after Lincoln and Sheals, 1979). Later, specimens were fixed in 10% neutral formalin-saline solution in seawater for 2 weeks and subsequently preserved in 70% ethanol (Avila-Poveda and Baqueiro-Cárdenas, 2009). Other specimens were preserved in 95% ethanol for future molecular work (Dayrat lab). The external and internal morphologies were studied under a dissecting microscope.

Specimens were (or shortly will be) deposited in museums in the region: 1) Laboratorio de Sistemática de Invertebrados Marinos (LABSIM), Universidad del Mar, Puerto Angel, Oaxaca, Mexico; 2) California Academy of Sciences (CAS), San Francisco, California, USA; 3) Santa Barbara Museum of Natural History (SBMNH), Santa Barbara County, California, USA; 4) Scripps Institution of Oceanography (SIO), San Diego, California, USA; 5) Arizona-Sonora Desert Museum (ASDM), Tucson, Arizona, USA; 6) Smithsonian National Museum of Natural History (NMNH), NW Washington, D.C., USA.

A checklist and a map of the geographic distribution of *H. hansi* were developed, based on records found for this species in scientific databases and web sites (e.g., BHL, BioStor, JSTOR, among many others), available original literature (e.g., reports and checklists), online databases of museum collections (e.g., ASDM, CAS, LABSIM, NMNH, SBMNH, SIO) and with the samples collected by our group Oaxaca, Mexico.

Results

The most important anatomical characters observed that help to identify the species are (for additional information, see: Dayrat et al., 2011b): 1) the total length of live specimens ranges from 14 mm to 48 mm (Fig. 3A) while preserved material is on average 25% shorter (e.g., the largest live specimen of 48 mm long measures

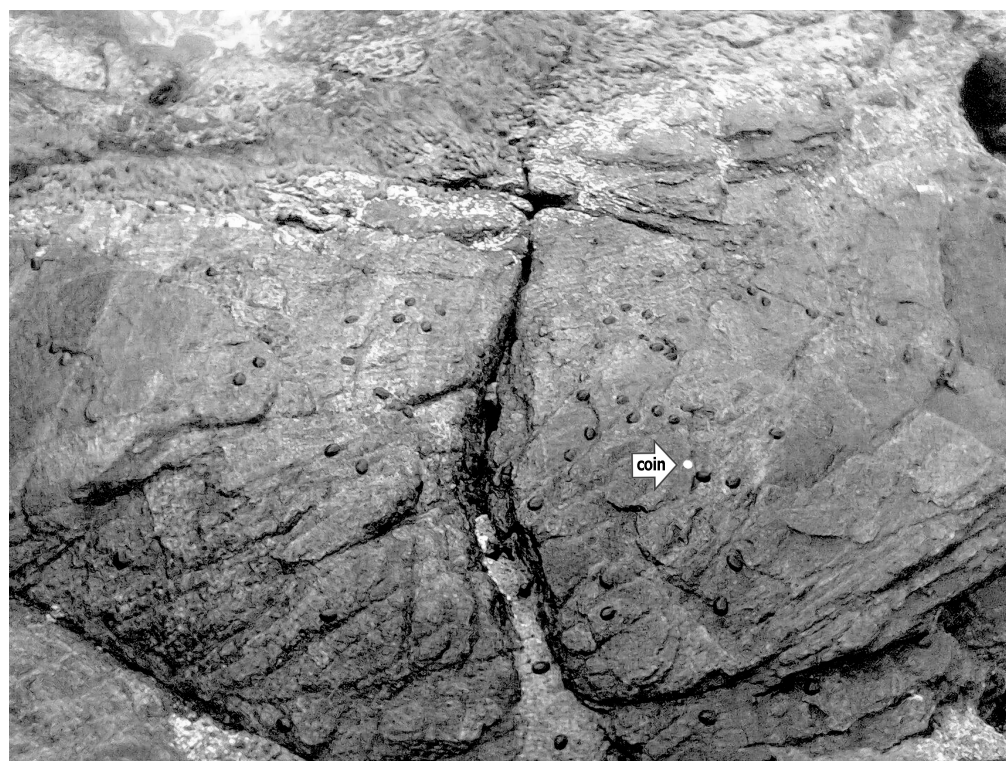


Figure 1. *Hoffmannola hansii*. Live animals (~50 specimens in picture) observed in the rocky intertidal of El Faro, Puerto Angel, Oaxaca, Mexico (15°39'N-96°30'W), USNM 1155112. The arrow indicates a 2 pesos Mexican coin (23 mm diameter).

only 33 mm once preserved; see, Fig. 3B); exceptionally, we observed specimens in the field that were longer than 48 mm, but in areas with difficult access; 2) the total width of the hyponotum (left and right side, H) relative to the width of the pedal sole (S) is around the third or fourth part (i.e., $H \ll S$) with H-S-H of 5-16/22-5 mm



Figure 2. Preserved specimens of different sizes of *Hoffmannola hansii*. The viscous fluid secreted by the marginal gland (repugnatorial gland) is observed in the periphery of each specimen.

for live organisms, while these are 4-13/18-4 mm for the same preserved organisms; 3) there are generally about 14 marginal glands on the left and about 15 on the right; 4) the visceral cavity is divided in 2 by a septum (which actually is a characteristic of *Hoffmannola*).

During the sampling months (i.e., March, April, August, and October), early life stages of various species of intertidal mollusks such as *Chiton (Chiton) albolineatus*, *Chiton (Chiton) articulatus*, *Echinolittorina aspera*, *Echinolittorina modesta*, *Plicopurpura pansa*, *Nerita scabricosta*, and *Hoffmannola hansii*, among many others mollusks, were observed in large stocks that resembled a nursery.

A geographic distribution of *H. hansii* specimens was found available broadly over the Mexican pacific, and not just restricted to the Gulf of California (Table 1; Fig. 4).

Discussion

The checklist and map presented here show many more records of *Hoffmannola hansii* towards the Mexican south Pacific (records No. 13 to 36, total 24: Table 1; Fig. 4) than northern locations, where it has been termed as “endemic”

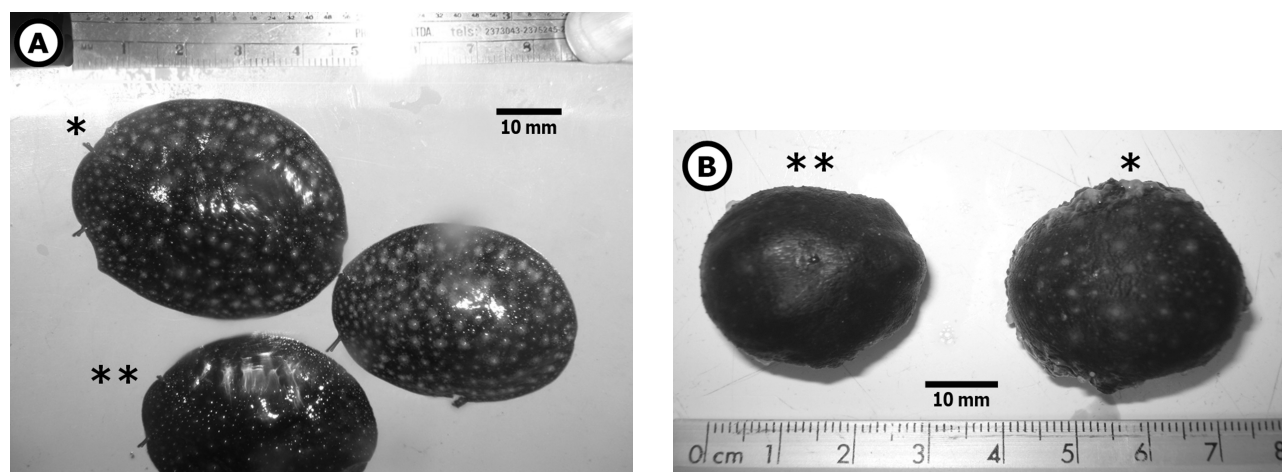


Figure 3. *Hoffmannola hansii*. Live animals (A); and fixed and preserved individuals used for dissection (B). Collected at El Faro, Puerto Angel, Oaxaca, Mexico (15°39'N-96°30'W). Same number of asterisks indicates the same specimen.

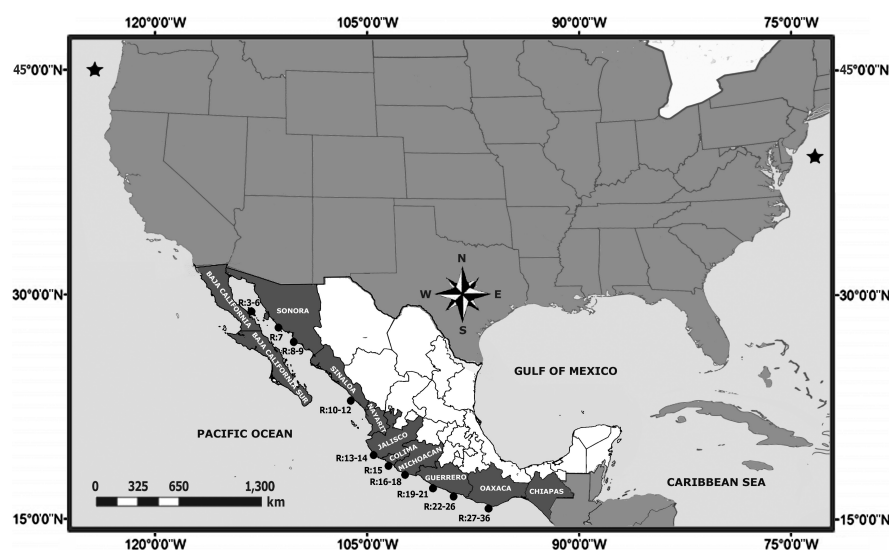


Figure 4. Geographical distribution of *Hoffmannola hansii* along the Tropical Eastern Pacific. Records (R) according to Table 1. A star (*) marks 2 questionable localities, outside the Tropical Eastern Pacific (catalog numbers USNM 771808 and USNM 710013; NMNH 2011).

to the Gulf of California ((records No. 3 to 12, total 10; Table 1; Fig. 4). Thus, *H. hansii* has been previously recorded in Jalisco (Esqueda et al., 2000), Jalisco, Colima and Michoacán (Holguín-Quñones and González-Pedraza, 1994), Michoacán (Villaseñor-Gómez, 2005), Guerrero (Flores-Garza et al., 2005; 2007; Flores-Rodríguez et al., 2001, 2003, 2007, 2012; Flores-Rodríguez, 2004; Valdés-González et al., 2004) and Oaxaca (Rodríguez-Palacios et al., 1988; León-Herrera, 2000; 2001; Ramírez-González, 2008).

Based on information presented here, the localities of Puerto Angel, El Faro, and Conejos Bay of Huatulco, all in the state of Oaxaca, Mexico, should be incorporated into the species geographical distribution, as well as the states of Jalisco, Colima, Michoacán, and Guerrero, in Mexico, where *H. hansii* (Mexican intertidal leather slug) has been mentioned from the rocky intertidal.

In any case, *H. hansii* is not endemic to the Gulf of California, but is distributed throughout the Mexican Pacific, although its distribution is quite discontinuous.

Table 1. Records of *Hoffmannola hansii* along the Tropical Eastern Pacific. Coordinates were taken from each original source. Dashed lines indicate unavailable data. Data was organized according to geographical coordinates and area according to country, state, region, and locality. *R*, is the progressive record for each locality. The gray shadow helping to distinguish each group by state

<i>R</i>	<i>Catalog number</i>	<i>Coordinates</i>	<i>Geographical area and locality</i>	<i>Year of collection</i>	<i>Sources</i>
1	USNM 771808	45°N-125°W	USA, Washington, Fort Canby State Park ***	1970	NMNH 2011
2	USNM 710013	41°N-71°W	USA, New Hampshire, Pittsfield ***	1974	NMNH 2011
3	USNM 678419	29°N-113°W	Mexico, Baja California, Gulf of California, San Agustín	1967*	NMNH 2011, Marcus and Marcus 1967
4	----	29°N-113°W	Mexico, Baja California, Gulf of California, Angel de la Guarda Island	----	ASDM 2011, Hendrickx et al. 2005
5	----	29°N-113°W	Mexico, Baja California, Gulf of California, Angel de la Guarda Island	----	Keen 1971
6	----	29°N-113°W	Mexico, Baja California, Gulf of California, San Agustín	1966	Marcus and Marcus 1970
7	----	28°N-111°W	Mexico, Sonora, Gulf of California, Kino Bay	----	Keen 1971
8	USNM-753651	27°N-110°W	Mexico, Sonora, Gulf of California, El Sahuaral	1966	NMNH 2011
9	USNM 753653	27°N-110°W	Mexico, Sonora, Gulf of California, El Sahuaral	1966	NMNH 2011
10	CAS-81809	23°N-106°W	Mexico, Sinaloa, Gulf of California, Gaviotas Beachs	1953	CAS 2011
11	CNMO 1783 **	23°N-106°W	Mexico, Sinaloa, Gulf of California, Cerro Crestón Beachs	1987	Zamora-Silva and Naranjo-García 2008
12	----	23°N-106°W	Mexico, Sinaloa, Gulf of California, Mazatlán	----	ASDM 2011, Hendrickx et al. 2005
13	CMLE †	19°13'N- 104°42'W	Mexico, Jalisco, Melaque	1987-1989	Holguín-Quifones and González-Pedraza 1994
14	----	19°14'N- 104°46'W	Mexico, Jalisco, Cuastecomate Bay, La Caltechosa	1993-1994	Esqueda-González 1995, Esqueda et al. 2000
15	CMLE †	19°06'N-104°20'W	Mexico, Colima, Las Hadas, Club de Yates Beach	1987-1989	Holguín-Quifones and González-Pedraza 1994
16	----	18°N-103°W	Mexico, Michoacán	----	Villaseñor-Gómez 2005
17	CMLE †	18°20'N-103°30'W	Mexico, Michoacán, Faro de Bucerías town	1987-1989	Holguín-Quifones and González-Pedraza 1994
18	CMLE †	18°16'N-103°20'W	Mexico, Michoacán, Maruata town	1987-1989	Holguín-Quifones and González-Pedraza 1994
19	CMLIECS §,b	17°47'N-101°44'W	Mexico, Guerrero, Troncones Beach	2000/2001/2005	a, b, d, e, g
20	----	17°32'N-101°26'W	Mexico, Guerrero, Barra de Potosí Beach	2000/2001/2005	a, d, e, g
21	----	17°15'N-101°01'W	Mexico, Guerrero, Tlacoyuncue Beach	2000/2001/2005	a, d, e, g
22	----	16°49'N-99°54'W	Mexico, Guerrero, La Roqueta-"Palmitas" Island	2000/2001/2005	a, e, g, h
23	----	16°42'N-99°54'W	Mexico, Guerrero, La Roqueta-"Zoológico" Island	2000/2001/2005	a, c, e, g, h

Table 1. Continues

24	----	16°33'N-98°46'W	Mexico, Guerrero, Las Peñas Beach	2000/2001/2005	a, e, g
25	----	16°32'N-98°54'W	Mexico, Guerrero, Ventura Beach	2000/2001/2005	a, e, f, g
26	----	16°19'N-98°34'W	Mexico, Guerrero, Punta Maldonado Beach	2000/2001/2005	a, e, g
27	----	15°46'N-96°05'W	Mexico, Oaxaca, Tangolunda Bay	----	León-Herrera 2001, 2000
28	----	15°46'N-96°04'W	Mexico, Oaxaca, Conejo Beach	2011	This study
29	----	15°45'N-96°07'W	Mexico, Oaxaca, Violín Beach	----	León-Herrera 2001, 2000
30	----	15°45'N-96°07'W	Mexico, Oaxaca, Arroyo Beach	----	Ramírez-González 2008, León-Herrera 2001, 2000
31	----	15°44'N-96°07'W	Mexico, Oaxaca, India Beach	----	León-Herrera 2001, 2000
32	----	15°43'N-96°10'W	Mexico, Oaxaca, Cacaluta Island	2005	Ramírez-González 2008
33	----	15°41'N-96°26'W	Mexico, Oaxaca, Tijera Bay	----	León-Herrera 2001, 2000
34	USNM 1155112	15°39'N-96°30'W	Mexico, Oaxaca, Puerto Ángel, El Faro	2011	This study
35	UMAR-Gast-001 [^]	15°39'N-96°29'W	Mexico, Oaxaca, Puerto Ángel town	2011	This study
36	----	15°39'N-96°29'W	Mexico, Oaxaca, Puerto Ángel	----	Rodríguez-Palacios et al. 1988, León-Herrera 2001, 2000

^a Flores-Rodríguez et al., 2012^b Flores-Rodríguez et al., 2007^c Flores-Rodríguez et al., 2003^d Flores-Rodríguez et al., 2001^e Flores-Rodríguez 2004,^f Flores-Garza et al. 2007,^g Flores-Garza et al. 2005,^h Valdés-González et al. 2004,

* Collected date only mentioned by Marcus and Marcus (1967)

** Colección Nacional de Moluscos (CNMO), Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).

*** Questionable localities, outside of the Tropical Eastern Pacific Region, possible errors. Feedback was sent to NMNH for its review.

[§] Colección de Moluscos del Laboratorio de Investigación en Ecología Costera y Sustentabilidad (CMLIECS), Unidad Académica de Ecología Marina, Universidad Autónoma de Guerrero, Mexico.[†] Colección de Moluscos del Laboratorio de Ecología (CMLE), Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Mexico.[^] Colección Científica de Invertebrados, Laboratorio de Sistemática de Invertebrados Marinos (LABSIM), Universidad del Mar, campus Puerto Ángel, Oaxaca, Mexico.

However, *H. hansi* requires rocky shores to live and large parts of the coast between the Gulf of California and southern Mexico are sandy beaches, especially the Sinaloan gap (Hastings, 2000). However, additional work is still needed to explore in more detail the complete geographical range of *H. hansi* populations on the entire Mexican Pacific Coast.

Currently, as only morphological data are available and as populations from the Gulf of California and those from Oaxaca are not distinguishable, it is more parsimonious to regard them all as part of the same species, *H. hansi*. However, it cannot be excluded that molecular data could reveal the existence of 2 cryptic but separate species, one in the North (Gulf of California) and one in the South, both separated geographically by the long Sinaloan gap. Various types of patterns of distribution have been found by authors for rocky, intertidal species from the tropical Eastern Pacific (e.g., Hastings, 2000; Wares, 2001; Craig et al., 2006; Pitombo and Burton, 2007; Wares et al., 2009). Both onchidiid species, *H. hansi* and *Onchidella binneyi* (also distributed all along the Mexican Pacific), seem ideal candidates for such population studies (Dayrat et al. 2011b).

On the other hand, some errors were unveiled in the literature as well as online databases. Two museum records for *H. hansi* (NMNH 2011: USNM 771808 and USNM 710013) are likely to be incorrect, or at least questionable, since they are outside of the tropical Eastern Pacific and even in a different region of the Western Atlantic (Fig. 4). Feedback has been sent to NMNH Customer Service for its review (Avila-Poveda, pers. comm.).

Acknowledgments

This work was personally assured by Avila-Poveda OH with SNI-Conacyt stimulus (record No. 44175, from January to July 2012). Avila-Poveda OH gives special thanks for the family grant that covered his stay in the location during the course of this study. Thanks to Saúl Jaime Serrano-Guzmán for transporting the specimens to Benoît Dayrat at the School of Natural Sciences, University of California at Merced, California, USA. Thanks to Francisco Benitez-Villalobos for transporting and depositing some specimens in the NMNH (USNM 1155112). All rare references were downloaded via the Biodiversity Heritage Library (<http://www.biodiversitylibrary.org/>), Bioline International (<http://www.bioline.org.br/>), BioStor (<http://biostor.org/>), and Internet Archive (<http://www.archive.org/>).

Literature cited

ASDM (Arizona-Sonora Desert Museum). 2011. Macrofauna golfo invertebrate database <http://www.desertmuseum.org/>

- center/seaofcortez/searchdb.php; last access: 5.IV.2011.
- Avila-Poveda, O. H. 2013. Annual change in morphometry and in somatic and reproductive indices of *Chiton articulatus* adults (Mollusca: Polyplacophora) from Oaxaca, Mexican Pacific. *American Malacological Bulletin* 31:65-74.
- Avila-Poveda, O. H. and Q. Y. Abadia-Chanona. 2013. Emergence, development, and maturity of the gonad of two species of chitons "sea cockroach" (Mollusca: Polyplacophora) through the early life stages. *PLoS ONE* 8(8): e69785. doi:10.1371/journal.pone.0069785
- Avila-Poveda, O. H. and E. R. Baqueiro-Cárdenas. 2009. Reproductive cycle of *Strombus gigas* Linnaeus 1758 (Caenogastropoda: Strombidae) from Archipelago of San Andres, Providencia and Santa Catalina, Colombia. *Invertebrate Reproduction and Development* 53:1-12.
- Baker, H. B. 1955. Heterurethrous and Aulacopod. *The Nautilus* 68:109-112.
- Baker, H. B. 1938. Nomenclature of Onchidiidae. *The Nautilus* 51:85-88.
- Barker, G. M. 2001. Gastropods on land: phylogeny, diversity and adaptive morphology. *In* The biology of terrestrial molluscs, G. M. Barker (ed.). CABI Publishing, London. p. 1-146.
- Barletta, G. and F. Ghisotti. 1978. Primo rinvenimento di una forma Della famiglia Onchidiidae nel Golfo di Genova e in Tunisia (Gastropoda: Soleolifera). *Bollettino di Zoologia* 45:253-256. [Renamed as: *Italian Journal of Zoology*].
- Boettger, C. R. 1954. Die systematik der euthyneuren Schneken. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft in Tübingen* 18:253-280.
- Brettnall, B. W. 1919. Onchidiidae from Australia and the South-Western Pacific Islands. *Records of the Australian Museum* 12:303-328.
- Britton, K. M. 1984. The onchidiacea (Gastropoda, Pulmonata) of Hong Kong with a worldwide review of the genera. *Journal of Molluscan Studies* 50:179-191.
- CAS "California Academy of Sciences". 2011. Search the Collections Catalog. http://research.calacademy.org/redirect?url=http://researcharchive.calacademy.org/research/izg/iz_coll_db/index.asp; last access: 28.III.2011.
- Craig, M. T., P. A. Hastings, D. J. Pondella, D. R. Robertson and J. A. Rosales-Casián. 2006. Phylogeography of the flag cabrilla *Epinephelus labriformis* (Serranidae): implications for the biogeography of the Tropical Eastern Pacific and the early stages of speciation in a marine shore fish. *Journal of Biogeography* 33:969-979.
- Dayrat, B., M. Conrad, S. Balayan, T. R. White, C. Albrecht, R. Golding, S. R. Gomes, M. G. Harasewych and A. M. de-Frias-Martins. 2011a. Phylogenetic relationships and evolution of pulmonate gastropods (Mollusca): New insights from increased taxon sampling. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 59:425-437.
- Dayrat, B., S. Zimmermann and M. Raposa. 2011b. Taxonomic revision of the Onchidiidae (Mollusca: Gastropoda: Pulmonata) from the Tropical Eastern Pacific. *Journal of Natural History* 45:939-1003.
- Dayrat, B. 2009. Review of the current knowledge of the

- systematics of Onchidiidae (Mollusca: Gastropoda: Pulmonata) with a checklist of nominal species. *Zootaxa* 2068:1-26.
- Dayrat, B. and S. Tillier. 2003. Goals and limits of phylogenetics: the Euthyneuran gastropods. *In* Molecular systematics of mollusks, C. Lydeard and D. Lindberg (eds.). Smithsonian Institution Press, Washington D. C. p. 161-184.
- Dayrat, B. and S. Tillier. 2002. Evolutionary relationships of euthyneuran gastropods (Mollusca): a cladistic re-evaluation of morphological characters. *Zoological Journal of the Linnean Society* 135:403-470.
- Dayrat, B. and S. Tillier. 2000. Taxon sampling, character sampling and systematics: how gradist presuppositions created additional ganglia in gastropod euthyneuran taxa. *Zoological Journal of the Linnean Society* 129:403-418.
- Esqueda-González, M. C. 1995. Moluscos de la bahía de Cuastecomate, Jalisco, México. (Clases: Gastropoda y Bivalvia). B. Sc. Thesis. Facultad de Biología, Universidad de Guadalajara. Zapopán. 122 p
- Esqueda, M. C., E. Ríos-Jara, J. E. Michel-Morfin and V. Landa-Jaime. 2000. The vertical distribution and abundance of gastropods and bivalves from rocky beaches of Cuastecomate Bay, Jalisco, Mexico. *Revista de Biología Tropical* 48:765-775
- Flores-Garza, R., P. Flores-Rodríguez, S. García-Ibáñez and A. Valdés-González. 2007. Demografía del caracol *Plicopurpura pansa* (Neotaenioglossa: Muricidae) y constitución de la comunidad malacológica asociada en Guerrero, México. *Revista de Biología Tropical* 55:867-878.
- Flores-Garza, R., P. Flores-Rodríguez, S. García-Ibáñez, A. Valdés-González and D. Arana-Salvador. 2005. Estructura de la población de *Plicopurpura patula pansa* (gould, 1853) (Neotaenioglossa: Muricidae) y malacofauna asociada en el litoral rocoso del Estado de Guerrero. XVIII Congreso Nacional de Zoología, Monterrey, Nuevo León, Mexico, October 4-7, 2005. [Abstract 0272].
- Flores-Rodríguez, P. 2004. Estructura de la comunidad de moluscos del mesolitoral superior en playas de facie rocosa del estado de Guerrero, México. Ph.D. Thesis, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León. San Nicolás de los Garza. 207 p.
- Flores-Rodríguez, P., R. Flores-Garza, S. García-Ibáñez, A. Valdés-González, J. Violante-González, E. Santiago-Cortés, L. Galeana-Rebolledo and C. Torreblanca-Ramírez. 2012. Mollusk species richness on the rocky shores of the state of Guerrero, Mexico, as affected by rains and their geographical distribution. *Natural Resources* 3:248-260
- Flores-Rodríguez, P., R. Flores-Garza, S. García-Ibáñez and A. Valdés-González. 2007. Variación en la diversidad malacológica del mesolitoral rocoso en Playa Troncones, La Unión, Guerrero, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 78:33S-40S.
- Flores-Rodríguez, P., R. Flores-Garza, S. García-Ibáñez and A. Valdés-González. 2003. Riqueza y diversidad de la malacofauna del mesolitoral rocoso de la Isla La Roqueta, Acapulco, Guerrero, México. *Ciencia, Universidad Autónoma de Guerrero* 11:5-14.
- Flores-Rodríguez, P., R. Flores-Garza, S. García-Ibáñez and A. Valdés-González. 2001. Malacofauna y estructura trófica del mesolitoral rocoso en la Costa Grande, Guerrero, México. VIII Reunión Nacional de Malacología y Conquiliología (Renamac), Ciudad Victoria, Tamaulipas, Mexico, September 25-28, 2001 [Abstract 32].
- Fretter, V. 1943. Studies in the functional morphology and embryology of *Onchidella celtica* (Forbes and Hanley) and their bearing on its relationships. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 25:685-720.
- Ghiselin, M. T. 1965. Reproductive function and the phylogeny of ophistobranch gastropods. *Malacologia* 3:327-378.
- Grande, C., J. Templado, J. L. Cervera and R. Zardoya. 2004. Phylogenetic relationships among Opisthobranchia (Mollusca: Gastropoda) based on mitochondrial *cox 1*, *trnV*, and *rrnL* genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 33:378-388.
- Hastings, P. A. 2000. Biogeography of the Tropical Eastern Pacific: distribution and phylogeny of chaenopsid fishes. *Zoological Journal of the Linnean Society* 128:319-335.
- Hendrickx, M. E., R. C. Brusca and L. T. Findley. 2005. Listado y distribución de la macrofauna del golfo de California, México. Parte 1. Invertebrados. Arizona-Sonora Desert Museum, Tucson. 429 p.
- Holguín-Quinones, O. E. and A. C. González-Pedraza. 1994. Moluscos de la franja costera de Michoacán, Colima y Jalisco, México. Instituto Politécnico Nacional, México, D. F. 150 p.
- Holznagel, W. E., D. J. Colgan and C. Lydeard. 2010. Pulmonate phylogeny based on 28S rRNA gene sequences: A framework for discussing habitat transitions and character transformation. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 57:1017-1025
- Keen, A. M. 1971. Sea shell of Tropical West America. Marine mollusks from Baja California to Peru. Second Edition, Stanford University Press, California. 1063 p.
- Labbé, A. 1934. Les silicodermes (Labbé) du Museum d'Histoire Naturelle de Paris. Première partie: Classification, formes nouvelles ou peu connues. *Annales de l'Institut Océanographique de Monaco* 14:173-246.
- León-Herrera, M. G. 2001. Abundancia y diversidad de moluscos intermareales en seis playas rocosas del litoral Oaxaqueño. B. Sc. Thesis. Facultad de Biología Marina, Universidad del Mar. Puerto Ángel. 94 p.
- León-Herrera, M. G. 2000. Listado taxonómico de las especies de moluscos en la zona central del litoral Oaxaqueño. *Ciencia y Mar* 12:49-51.
- Lincoln, R. J. and J. G. Sheals. 1979. Invertebrate animals: collection and preservation. British Museum and Cambridge University Press. London. 150 p.
- Marcus, E. B. R. and E. Marcus. 1970. Some gastropods from Madagascar and West Mexico. *Malacologia* 10:181-223.
- Marcus, E. B. R. and E. Marcus. 1967. American Opisthobranch Mollusks. *Studies in Tropical Oceanography* 6:1-256.
- Marcus, E. 1965. Some Opisthobranchia from Micronesia. *Malacologia* 3:263-286.
- Marcus, E. and J. R. Burch. 1965. Marine Euthyneuran

- gastropoda from eniwetok atoll, Western Pacific. *Malacologia* 3:235-262.
- NMNH (Smithsonian National Museum of Natural History). 2011. Invertebrate zoology collections Search. <http://collections.nmnh.si.edu/search/iz/>; last access: 25.II.2011.
- Pitombo, F. B. and R. Burton. 2007. Systematics and biogeography of Tropical Eastern Pacific *Chthamalus* with descriptions of two new species (Cirripedia, Thoracica). *Zootaxa* 1574:1-30.
- Ramírez-González, A. 2008. Caracterización de Mollusca en la isla y en la bahía Cacaluta. In Diagnóstico de los recursos naturales de la bahía y micro-cuenca del río Cacaluta, Municipio de Santa María Huatulco, Oaxaca, J. M. Domínguez-Licona (ed.). Universidad del Mar, Huatulco. p. 211-242.
- Rodríguez-Palacios, C. A., L. M. Mitchell-Arana, G. Sandoval-Díaz, P. Gómez and G. Green. 1988. Los moluscos de las bahías de Huatulco y Puerto Ángel, Oaxaca. Distribución, diversidad y abundancia. *Universidad y Ciencia* 5:85-94.
- Selmi, M. G., F. Giusti and G. Manganelli. 1988. The fine structure of the mature spermatozoon of *Onchidella celtica* (Cuvier) (Mollusca: Gastropoda) and its phylogenetic implications. *Journal of Ultrastructure and Molecular Structure Research* 99:107-123.
- Solem, A. 1978. Classification of the land Mollusca. In Pulmonates: systematics, evolution and ecology, Vol. 2A, V. Fretter and J. Peake (eds.). Academic Press, New York. p. 49-97.
- Starobogatov, Y. I. 1976. Composition and taxonomic position of marine pulmonate mollusks. *Soviet Journal of Marine Biology* 4:206-212.
- Stringer, B. L. 1969. The species of New Zealand Onchidiidae (mollusca, gastropoda) and their distribution. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 3:29-45
- Valdés-González, A., P. Flores-Rodríguez, R. Flores-Garza and S. García-Ibáñez. 2004. Molluscan communities of the rocky intertidal zone at two sites with different wave action on isla La Roqueta, Acapulco, Guerrero, Mexico. *Journal of Shellfish Research* 23:875-880.
- Villaseñor-Gómez, L. E. 2005. La biodiversidad en Michoacán: estudio de estado. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Secretaría de Urbanismo y Medio Ambiente, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Mexico D. F. 760 p.
- Wares, J. P. 2001. Patterns of speciation inferred from mitochondrial DNA in North American *Chthamalus* (Cirripedia: Balanomorpha: Chthamaloidea). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 18:104-116.
- Wares, J. P., M. S. Pankey, F. Pitombo, L. G. Daglio and Y. Achituv. 2009. A "shallow phylogeny" of shallow barnacles (*Chthamalus*). *Plos One* 4: e5567. doi:10.1371/journal.pone.0005567
- Winnepeenninckx, B., G. Steiner, T. Backeljau and R. De-Wachter. 1998. Details of gastropod phylogeny inferred from 18S rRNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 9:55-63.
- Wu, W. J., B. Shen, C. Chen, H. D. Shen, L. L. Wei, L. Wang and K. Li. 2010. Preliminary classification and phylogenetic relationship among onchidiidae in China inferred from 18S rRNA partial sequence. *Zoological Research* 31:381-386.
- Zamora-Silva, A. and E. Naranjo-García. 2008. Los opisthobranquios de la Colección Nacional de Moluscos. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79:333-342.



Patrones de distribución de micromamíferos en gradientes altitudinales del noroeste Argentino

Distributional patterns of small mammals along elevational gradients in northwestern Argentina

Ignacio Ferro^{1, 2✉} y Rubén M. Barquez¹

¹Programa de Investigaciones de Biodiversidad Argentina, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Universidad Nacional de Tucumán. Miguel Lillo 255, 4000, San Miguel de Tucumán, Argentina.

²Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-399, 04510 México, D. F., México.

✉ ignacioferro@gmail.com

Resumen. Se describe la variación altitudinal de riqueza, recambio y composición de especies de micromamíferos mediante muestreos a lo largo de 4 transectos que van desde selvas a 500 m hasta los desiertos altoandinos a 4 000 m en el noroeste argentino. En general, la riqueza de micromamíferos decrece con la altitud, principalmente como consecuencia de la alta diversidad de murciélagos en las tierras bajas. En cambio, los micromamíferos terrestres mostraron un claro patrón curvilíneo de riqueza con un pico en altitudes intermedias, cerca de la línea superior de bosques a 2 700 m. Los valores máximos de los índices de recambio de especies se localizaron en el extremo superior del gradiente a 3 500 m. La composición de las comunidades de micromamíferos en cada transecto altitudinal individual fue concordante con el esquema fitogeográfico, encontrándose especies características de las selvas montañas, los bosques montañosos y las estepas altoandinas. El análisis de los 4 transectos altitudinales juntos reveló que la altitud es la principal fuente de variación en la composición de especies. Latitudinalmente, los 2 transectos más septentrionales, similares entre sí, difirieron de los 2 más australes, principalmente en los sitios de altitudes intermedias, donde se ha documentado una alta concentración de roedores endémicos.

Palabras clave: Chiroptera, composición de especies, Didelphimorphia, diversidad alfa, diversidad beta, Rodentia, selvas de Yungas.

Abstract. We describe the altitudinal variation in species richness, turnover and species composition of small mammals through field surveys along 4 transects ranging from tropical rainforests at 500 m to high Andean deserts at 4 000 m in northwestern Argentina. The elevation pattern of richness for all small mammals decreases with altitude, mainly due to the high diversity of bats in the lowlands. For the terrestrial small mammals there was a clear curvilinear pattern of richness with a peak near the upper tree line at 2 700 m. The maximum values of the species turnover rates were located in the upper part of the gradient at 3 500 m. The composition of small mammals communities in every single elevation transect was consistent with the phytogeographic scheme, with species characteristics of montane rainforest, temperate cloud forests and high Andean steppes. The analysis of the 4 altitudinal transects together revealed that elevation is the main source of variation in species composition. Latitudinally, the 2 northernmost transects, similar between each other, differed from the 2 southernmost, mainly at intermediate elevation, where a high concentration of endemic rodents has been documented.

Key words: Chiroptera, species composition, Didelphimorphia, alpha diversity, beta diversity, Rodentia, Yungas forests.

Introducción

La búsqueda de distintos tipos de patrones es un tema central y recurrente en biogeografía y ecología. La visión tradicional de una caída lineal de especies con la altitud, fue interpretada alguna vez como un patrón universal,

semejante al observado en los gradientes latitudinales (Brown y Gibson, 1983; Begon et al., 1990). Sin embargo, meta-análisis y estudios recientes muestran que no existe un único patrón altitudinal de riqueza de especies, y que contrariamente al supuesto de una caída monótona en función de la altitud, el caso más común es un pico de riqueza en altitudes intermedias (Rahbek, 1995; Brown, 2001; McCain y Grytnes, 2010). Para los micromamíferos

Recibido: 29 abril 2013; aceptado: 26 noviembre 2013

terrestres, se ha demostrado que la existencia de un pico de riqueza en alturas intermedias es el patrón dominante en muchos sistemas montañosos del mundo, a pesar de estar lejos de considerarse un patrón universal (McCain, 2005). Los murciélagos, en cambio, presentan con similar frecuencia patrones de riqueza curvilíneos y de caída lineal con el aumento de la altitud (McCain, 2007). El conocimiento detallado de la variación altitudinal de la riqueza de especies en diferentes regiones del mundo es un requisito fundamental a la hora de indagar en los procesos que producen dichos patrones. En la presente investigación nos hemos centrado, justamente, en la documentación de los patrones de variación altitudinal en la riqueza y composición de especies de micromamíferos en los Andes del norte de Argentina.

Un rasgo característico del noroeste argentino (NOA) es su marcada heterogeneidad fisiográfica y ambiental, reflejada en el hecho de que con sólo un 15% de la superficie de Argentina, el NOA contiene al 50% de las regiones fitogeográficas terrestres definidas por Cabrera (1976) para el país y al 48% de sus especies de mamíferos terrestres (Barquez et al., 2006). Los micromamíferos, por su parte, constituyen con frecuencia los elementos más numerosos de las comunidades naturales de mamíferos. De hecho, los 2 órdenes más diversos, Rodentia (42% de las especies de mamíferos) y Chiroptera (20%) están compuestos mayormente por especies de pequeño tamaño. En el NOA habitan 3 órdenes de mamíferos que contienen especies de pequeño tamaño: los roedores, con 73 especies que representan el 43% de las especies de roedores del país; los murciélagos, con 41 especies (68%) y los marsupiales didélfidos (Orden Didelphimorphia), con 11 especies (57%). Considerando estos antecedentes, los micromamíferos del NOA constituyen un objeto de estudio propicio para ecología de comunidades y pueden ser considerados como excelentes indicadores biogeográficos.

Si bien, las investigaciones sobre mamíferos del NOA se originaron hace más de un siglo, alrededor de 1890, son escasos los estudios sobre variaciones altitudinales realizados. Muchos se han centrado en taxonomía y distribución de las especies dentro de límites geopolíticos de las provincias (Mares et al., 1981, 1996, 1997; Díaz y Barquez, 1999, 2007; Díaz et al., 2000) o de regiones fitogeográficas (Barquez y Ojeda, 1992; Barquez y Díaz, 2001; Jayat et al., 2008). Otros estudios analizaron secundariamente la variación altitudinal de las especies; por ejemplo, Giannini (1999) describió la segregación altitudinal entre 2 especies de murciélagos del género *Sturnira* en un estudio sobre frugivoría, mientras que Ortiz y Pardiñas (2001) discutieron brevemente la distribución altitudinal de roedores sigmodontinos en el marco de las implicancias paleoambientales de un yacimiento fosilífero

en la localidad de Tafi del Valle, Tucumán. Un análisis biogeográfico más inclusivo, muestra una caída latitudinal y altitudinal de la riqueza de órdenes de mamíferos en la provincia de Salta (Ojeda y Mares, 1989). Más recientemente, Jayat et al. (2008) se centraron en un análisis de roedores sigmodontinos que habitan los pastizales de neblina en la selva de las yungas, registrando la distribución altitudinal de las especies. En tanto que Ferro y Barquez (2009) y Ferro (2013) analizaron la totalidad del espectro altitudinal en el sector más austral de las yungas, encontrando un patrón curvilíneo de riqueza tanto para micromamíferos terrestres a partir de datos de campo, como para roedores a partir de registros de colecciones, respectivamente.

En el presente estudio extendemos el análisis de distribución altitudinal tanto a nivel geográfico, incluyendo la totalidad de la extensión latitudinal de las laderas orientales (húmedas) de los Andes del NOA como sistemático incluyendo a roedores marsupiales y murciélagos. Nos centramos en la exploración, descripción y caracterización de las comunidades de micromamíferos mediante muestreos a lo largo de transectos altitudinales en 4 cadenas montañosas. En cada una de ellas, registramos los cambios de composición, riqueza, abundancia y recambio de especies. Además, caracterizamos la fauna de micromamíferos de los principales biomas del área y documentamos la distribución altitudinal de las diferentes especies.

Materiales y métodos

Área de estudio. El noroeste Argentino (NOA) se encuentra entre los 22°-30° de latitud sur y 62°-68° de longitud oeste (Fig. 1). Incluye 5 provincias políticas: Jujuy, Salta, Tucumán, Catamarca y Santiago del Estero y 5 provincias biogeográficas: Chaco, Yungas, Monte, Prepuna y Puna (Morrone, 2001). Dentro de esta zona se establecieron 4 transectos altitudinales a lo largo del gradiente latitudinal de las yungas de Argentina, de norte a sur en: sierras de Zenta (Salta), sierras de Tilcara (Jujuy), cumbres Calchaquies (Tucumán) y nevados del Aconquija (Tucumán; Fig. 1). Las cordilleras seleccionadas representan el primer gran escalón de los Andes al oeste de la llanura chaqueña (Aceñolaza y Toselli, 1981). Su orientación norte-sur y sus picos que se elevan entre 4 500 y 5 500 m de altitud, actúan como barreras para los vientos húmedos que soplan del este durante el verano y producen gran cantidad de lluvia sobre las laderas orientales. El abundante y regular régimen de precipitación sustenta la porción más austral de las selvas de montaña Neotropicales, conocidas como Yungas, cuya distribución se extiende septentrionalmente hasta Venezuela por las laderas orientales de los Andes (Hueck, 1978; Cabrera y Willink, 1980).

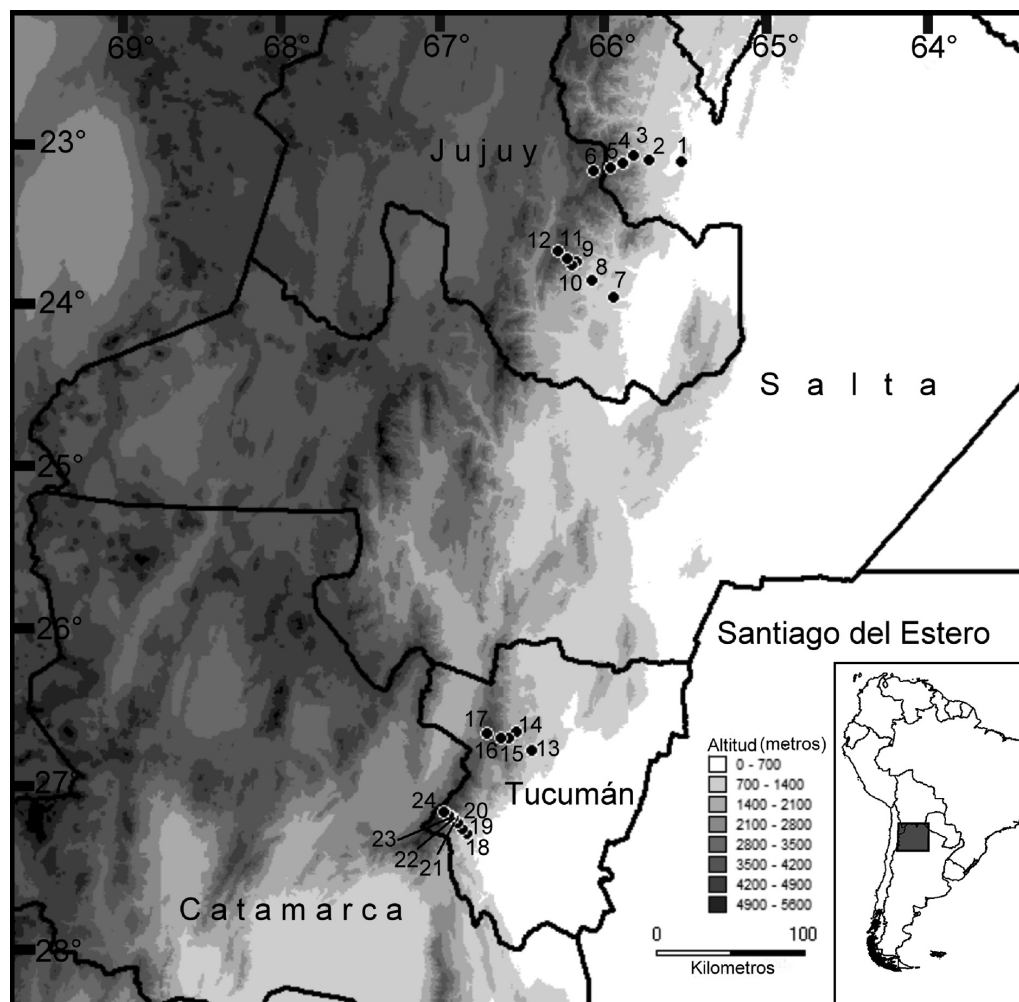


Figura 1. Ubicación de los transectos altitudinales estudiadas, indicado las localidades de muestreo: 1 a 6 “sierras de Zenta”; 7 a 12 “sierras de Tilcara”; 13 a 17 “cumbres Calchaquies” y 18 a 24 “nevados de Aconquija”.

Cabrera (1976) dividió a las yungas de Argentina en 3 distritos altitudinales: la selva de transición (350-600 m), la selva montana (600-1 700 m) y el bosque montano (1 700-3 500 m). La selva de transición se ubica en la parte basal de las montañas; es una selva micrófila, semidecidua, en gran parte reemplazada por plantaciones de caña de azúcar desde principios del siglo XIX. La selva montana, el sector más lluvioso de las Yungas (1 500-2 000 mm anuales), es una selva perenne, que se ubica en las laderas inferiores de las montañas, y puede ser dividida en 2 estratos altitudinales: la selva montana inferior, caracterizada por la dominancia de lauráceas (600 -900 m) y la selva montana superior, dominada por mirtáceas (900-1 700 m) (Hueck, 1978). Los bosques montanos son formaciones boscosas caducifolias dominadas por *Alnus acuminata* (aliso del

cerro), los que en muchos sitios aparecen inmersos en una matriz de pastizales, pastizales de neblina, particularmente entre los 2 000 y 2 700 m. Por encima de los 2 800 m desaparecen los árboles, excepto algunos bosquecillos aislados de *Polylepis australis* (queñua) en las laderas y quebradas rocosas más empinadas. Sin embargo, el paisaje es dominado por pastizales (*Festuca eriostoma*, *Poa lilloi* y *Stipa saltensis*) hasta, aproximadamente, 3 500 m. A esta altura los pastizales se funden en un amplio ecotono con las desérticas estepas altoandinas de *Festuca nardifolia* y *F. ortophylla* (iro duro) (Cabrera, 1976).

Muestreo y análisis. En cada transecto altitudinal se registró la abundancia y composición de especies mediante muestreos directos. En cada sitio de estudio se colocaron 3 líneas de trampeo con 40 trampas Sherman, distanciadas

entre sí por al menos 100 m. Cada trampa fue colocada a intervalos regulares de 6 a 12 m, cebadas con avena y revisadas todas las mañanas, totalizando 120 trampas por noche. Cada sitio fue muestreado durante 3 noches consecutivas, representando un esfuerzo de muestreo mínimo de 360 trampas-noche para los micromamíferos terrestres. Para los murciélagos se utilizaron entre 4 y 6 redes de niebla de 6, 9 o 12 m. Las redes fueron revisadas a intervalos de 90 min entre el anochecer, alrededor de las 20 h, hasta las 02:00 h. Tanto la abundancia como la riqueza fueron ponderadas por un esfuerzo de muestreo similar. La abundancia se estandarizó tomando el número de capturas por cada 100 trampas-noches (o metros-horas-red) mediante la siguiente expresión: número total de capturas / esfuerzo de muestreo total del sitio \times 100. De igual manera, la riqueza de especies (= número total de especies en un sitio) fue referida a un mínimo esfuerzo de muestreo de 360 trampas-noche para los micromamíferos terrestres (número total de especies / esfuerzo de muestreo total del sitio \times 360). Para los murciélagos la estandarización de riqueza se efectuó por cada 100 metros-horas-red.

Para cuantificar el recambio de especies a lo largo del gradiente altitudinal calculamos 2 índices: el de Whittaker (β_w ; Whittaker, 1960), debido a que es el más ampliamente utilizado permite comparaciones con estudios publicados, y el índice β_{sim} basado en Simpson (1943) (Lennon et al., 2001), porque es considerado independiente de los gradientes de riqueza, es decir, que mide el recambio de especies en sentido estricto (Koleff, 2005). El cálculo de ambos índices de diversidad beta a lo largo de los transectos altitudinales se realizó mediante comparaciones pareadas entre sitios contiguos mediante las expresiones detalladas en Koleff (2005).

El análisis de riqueza, abundancia y recambio de especies se dividió en 2: 1) micromamíferos terrestres, solamente y 2) todos los micromamíferos en conjunto, terrestres y voladores. Para los micromamíferos en conjunto, no fue posible comparar el éxito de captura, ya que se utilizaron técnicas diferentes y unidades de esfuerzo distintas; redes vs. trampas y metros-horas-red vs. trampas-noche. Por lo tanto, la variación altitudinal en el éxito de captura sólo se analizó para los micromamíferos terrestres. El mismo problema se presentó para estandarizar la riqueza de especies. Es por eso que, para graficar la variación altitudinal de riqueza de especies para los micromamíferos, se utilizó directamente el número de especies.

Para evaluar la relación entre altitud, riqueza, recambio de especies y abundancia de micromamíferos, se utilizó LOWESS (Locally Weighted Scatterplot Smoothing), una técnica de regresión que no asume previamente forma alguna de la relación entre las variables (lineal, curva, etc.) (Trexler y Travis, 1993). Esta técnica, ajusta polinomios

de bajo grado, mediante suma de cuadrados localmente pesada, a un subconjunto de los datos. Así, a medida que se recorre la serie de datos completa es posible identificar la tendencia subyacente en un conjunto de datos (Trexler y Travis, 1993). Luego, una vez identificada la forma de la relación entre la altitud y alguna de las variables, puede elegirse un modelo de regresión (lineal, polinomial, etc.) para evaluar la significación estadística de la tendencia.

A fin de detectar patrones de composición de especies utilizamos el análisis de correspondencias (AC), una técnica de estadística multivariada apropiada para visualizar diferencias y similitudes de composición específica entre sitios (Gauch, 1994). El AC realiza una representación gráfica conjunta de las variables, sitios y especies, en la que la proximidad entre los puntos refleja el nivel de asociación entre los mismos, es decir, cuando más cercanos estén 2 puntos en el diagrama, mayor será el grado de asociación entre ellos (Greenacre y Vrba, 1984; Ter Braak, 1995). Así, el AC permite la detección de patrones comunes de composición de especies, gradientes de composición y recambio de especies. Una de las virtudes del AC, que lo torna muy propicio para analizar gradientes, es que ajusta modelos unimodales y permite determinar los óptimos en las curvas unimodales, como las que caracterizan a la relación entre distribución y abundancia de las especies (Whittaker, 1960; Brown, 1995). Entonces, la posición de una especie en el diagrama de ordenamiento puede ser interpretada como su óptimo en un gradiente ambiental hipotético (Ter-Braak, 1995). Sin embargo, un problema del AC es que produce una compresión de los ejes en los extremos, con respecto al medio del eje, haciendo que los objetos aparezcan “artificialmente” más próximos entre sí en los extremos; además, se puede producir una deformación llamada efecto arco sobre el eje 2. Para eliminar estas distorsiones se usó el análisis de correspondencias detendenciado (ACD; Hill y Gauch, 1980) mediante la división del primer eje en segmentos, dentro de los cuales los valores del eje 2 son promediados a 0.

Para examinar la composición y abundancia relativa de las especies en cada sitio y los cambios que ocurren entre los mismos, se realizaron curvas de rango-abundancia. Primero se calculó el logaritmo base 10 de la abundancia relativa de cada especie en cada sitio; luego, se construyó el gráfico disponiendo los sitios de muestreo de cada transecto altitudinal en orden ascendente. Las especies de cada sitio, unidas por una línea, se disponen en orden decreciente de abundancia relativa; la distancia vertical entre las mismas expresa el valor del logaritmo en base 10 de su abundancia. Así es posible visualizar el número de especies, su identidad específica y la dominancia o rareza de cada una de ellas en cada sitio.

Resultados

El esfuerzo total de muestreo fue de 12 146 trampas-noche para los micromamíferos terrestres y de 10 656 metros-horas-red para los murciélagos (Cuadro 1). Se capturaron 2 173 individuos de micromamíferos pertenecientes a 48 especies de 25 géneros y 7 familias. Esto incluye 2 especies de marsupiales (1 género y 1 familia), 14 especies de murciélagos (9 y 3) y 23 especies de roedores (15 y 4; Cuadro 2). A continuación se detallan los hallazgos de los muestreos por transecto.

Nevados del Aconquija. Se registraron 16 especies de micromamíferos (Cuadro 2). La variación de la riqueza de especies fue bimodal, con un pico a 850 y otro a 2 700 m de altitud. Estos picos de riqueza difieren en la composición de especies a nivel de orden, con gran aporte de murciélagos y marsupiales a 850 m, pero solamente roedores a 2 700 m. Los índices de recambio de especies, β_w y β_{sim} , alcanzan sus valores máximos entre los 2 sitios

de mayor altura: 3 165 y 4 200 m (Cuadro 3). El AC también revela una marcada división entre la composición de especies de la cumbre y las laderas húmedas orientales. Sobre el eje 1 (62% de la variación total en las comunidades de micromamíferos), el sitio de mayor altitud (4 300 m) se ubica en el lado positivo, mientras que los restantes sitios lo hacen en el extremo negativo (Fig. 2a). Las especies *Abrothrix andinus* y *Calomys lepidus* caracterizan a las cumbres del Aconquija, junto con *Phyllotis xanthopygus*, la cual fue capturada también en los pastizales de neblina a 3 165 m; de ahí su posición intermedia entre los 2 grupos de especies sobre el eje 1 (Fig. 2b). El eje 2 (25% de la variación remanente) describe el gradiente altitudinal desde las selvas hasta los pastizales (Fig. 2a). La correspondencia de las especies denota presencia exclusiva y alta abundancia de *Phyllotis osilae*, *Necomys lactens* y *Andinomys edax* en los pastizales a 3 165 m y la disminución en abundancia o ausencia de especies como *Abrothrix illuteus*, *Oligoryzomys destructor* y *O.*

Cuadro 1. Esfuerzo de muestreo total de cada sitio, éxito de captura estandarizado expresado en porcentaje por cada 100 metros horas/red para murciélagos o cada 100 trampas noche para micromamíferos terrestres, el número total de especies registradas, riqueza estandarizada de especies por cada 100 metros horas/red para murciélagos y por cada 360 trampas noche para terrestres. Los guiones significan que no se realizó muestreo

		Murciélagos				Micromamíferos terrestres			
Sitios		Esfuerzo de muestreo	Éxito de captura (%)	Número total de especies	Riqueza estanda- rizada	Esfuerzo de muestreo	Éxito de captura (%)	Número total de especies	Riqueza estanda- rizada
Nevados de Aconquija	Santa Rosa 850 m	1 560	0.25	3	0.19	600	37.5	5	0.83
	Los Chorizos 1 150 m	900	0	0	0	440	49.5	4	0.91
	La Mesada 1 690 m	510	0	0	0	480	24.2	4	0.83
	El Papal 2 175 m	495	0	0	0	480	34.4	7	1.45
	La Cascada 2 729 m	—	—	—	—	360	27.7	8	2.22
	El Quenqueo 3 165 m	—	—	—	—	480	25.6	5	1.04
	La Junta 4 200 m	—	—	—	—	600	1.5	3	0.5
Cumbres Calchaquies	El Siambón 920 m	1 080	6.38	6	0.56	825	14.5	6	0.72
	La Hoyada 1 700 m	1 728	0.57	4	0.23	913	7.8	9	0.98
	Chasquivil 2 300 m	432	0.46	2	0.46	776	26.9	10	1.16
	Ciénaga Grande 2 800 m	—	—	—	—	1 052	11.0	6	0.57
	Huaca Huasi 4 200 m	—	—	—	—	820	7.4	3	0.36
Sierras de Tilcara	Peña Alta 713 m	969	10.42	6	0.62	360	2.22	3	0.83
	Normenta 1 050 m	1 260	1.74	4	0.32	360	0.27	2	0.55
	Higuerilla 1 700 m	—	—	—	—	360	11.94	7	1.94
	El Matadero 2 500 m	—	—	—	—	360	11.38	8	2.22
	El Hueco 3 100 m	—	—	—	—	360	6.66	6	1.66
	La Lagunita 4 050 m	—	—	—	—	360	23.33	9	2.25
Sierras de Zenta	El Oculto 528 m	582	2.57	2	0.36	360	5.27	5	1.38
	Río Colorado 1 008 m	660	2.57	4	0.61	360	2.77	6	1.66
	Cuesta Chica 1 539 m	480	0	0	0	360	8.88	7	1.94
	El Queñoal 2 057 m	—	—	—	—	360	17.22	10	2.77
	Abra de Volcán 3 100 m	—	—	—	—	360	5.83	5	1.38
	Rincón de Zenta 4 050 m	—	—	—	—	360	6.38	4	1.11

Cuadro 2. Presencia de micromamíferos registrados, por sitio, en los 4 transectos altitudinales. Las cruces ente paréntesis indican presencias inferidas, en virtud de la ocurrencia comprobada de esas especies en puntos altitudinales superiores e inferiores

		Sierra de Zenta				Sierras de Tilcara				Cumbres Calchaquies				Nevados del Aconquija						
		527	1 008	1 539	2 057	3 100	4 053	713	1 050	1 700	2 300	2 800	4 200	850	1 150	1 679	2 175	2 729	3 165	4 300
Chiroptera Phyllostomidae	<i>Artibeus planirostris</i>							x												
	<i>Chrotopterus auritus</i>	x																		
	<i>Desmodus rotundus</i>	x						x												
	<i>Sturnira erythromos</i>	x						x	x	x	x			x						
	<i>Sturnira lillium</i>	x	x					x	x	x										
Vespertilionidae	<i>Sturnira oporaphilum</i>							x						x						
	<i>Dasypterus ega</i>																			
	<i>Eptesicus furinalis</i>							x												
	<i>Histiotus laephotis</i>									x										
	<i>Histiotus macrotus</i>										x									
	<i>Lasiurus blossevillii</i>																			
	<i>Lasiurus blossevillii</i>									x				x						
	<i>Myotis dinellii</i>																			
	<i>Myotis dinellii</i>										x									
	<i>Myotis riparius</i>	x																		
Molossidae	<i>Tadarida brasiliensis</i>								x											
Didelphimorphia	<i>Thylamys cinderella</i>	x	x	x	x	x		x	(x)	(x)	x			x						
	<i>Thylamys cinderella</i>																			
Didelphidae	<i>Thylamys pallidior</i>																			
	<i>Thylamys pallidior</i>						x						x							x
Rodentia	<i>Abrothrix andinus</i>																			
	<i>Abrothrix illuteus</i>																			
Cricetidae	<i>Abrothrix jelskii</i>																			
	<i>Akodon albiventer</i>						x													
	<i>Akodon budini</i>																			
	<i>Akodon budini</i>				x															
	<i>Akodon caenosus</i>				x															
	<i>Akodon caenosus</i>				x															
	<i>Akodon boliviensis</i>				x															
	<i>Akodon boliviensis</i>				x															
	<i>Akodon fumeus</i>																			
	<i>Akodon fumeus</i>																			
	<i>Akodon simulador</i>	x																		
	<i>Akodon simulador</i>																			
	<i>Akodon spegazzinii</i>																			
	<i>Andinomys edax</i>																			
	<i>Auliscomys sublimis</i>																			
	<i>Auliscomys sublimis</i>																			
	<i>Calomys fecundus</i>	x																		
<i>Calomys lepidus</i>																				
<i>Calomys musculus</i>																				
<i>Calomys musculus</i>																				
<i>Euryzomys legatus</i>																				
<i>Euryzomys legatus</i>	x																			
<i>Necomys lactens</i>																				
<i>Necomys lactens</i>																				
<i>Neotomys ebriosus</i>																				
<i>Neotomys ebriosus</i>																				
<i>Oligoryzomys chacoensis</i>																				
<i>Oligoryzomys chacoensis</i>	x																			
<i>Oligoryzomys chacoensis</i>																				

Cuadro 2. Continúa

	Sierra de Zenta					Sierras de Tilcara					Cumbres Calchaquies					Nevados del Aconquija								
	527	1 008	1 539	2 057	3 100	4 053	713	1 050	1 700	2 500	3 100	4 050	920	1 700	2 300	2 800	4 200	850	1 150	1 679	2 175	2 729	3 165	4 300
<i>Oligoryzomys destructor</i>		x	x	x					x	x			x		x			x	x	x	x	x		
<i>Oligoryzomys flavescens</i>		x	x	x										x	x	x		x	x	x				
<i>Oxymycterus paramensis</i>			x	x				x		x														
<i>Oxymycterus wayku</i>															x									
<i>Phyllotis alisostensis</i>																					x	x		
<i>Phyllotis osilae</i>				x						x	x				x	x				x	x	x		
<i>Phyllotis wolffsohni</i>				x																				
<i>Phyllotis xanthopygus</i>								x			x					x	x							
<i>Rhipidomys austrinus</i>			x									x					x						x	
<i>Galea musteloides</i>																								
<i>Octodontomys gliroides</i>													x											
<i>Ctenomys viperinus</i>															x									
<i>Ctenomys</i> sp.																	x							

flavescens, características de los bosques y de selvas de menor altitud (Fig. 2b).

Cumbres Calchaquies. Se documentaron 27 especies en este transecto. La máxima riqueza de especies de micromamíferos se registró a 1 700 m con 13 especies (8 de roedores, 4 de murciélagos y 1 marsupial) (Cuadro 2). Los 2 índices de recambio de especies, β_w y β_{sim} , mostraron una variación similar con la altitud con sus máximos valores entre 2 800 y 4 200 m (Cuadro 3). El AC diferencia claramente 3 grupos de sitios y especies. La mayor variación, representada en el eje 1 (41%), ordena el sitio de 4 200 m (Fig. 3a) junto con las especies que lo caracterizan, *A. andinus*, *C. lepidus* y *P. xanthopygus* en el lado positivo del eje (Fig. 3b). El eje 2 (37%) define 2 grupos de sitios y especies de las laderas orientales de las cumbres Calchaquies. Sobre el lado positivo se ordenan los sitios y especies de bosque montano (2 300 y 2 800 m), mientras que en el lado negativo se ordenan los sitios y especies de selva montana (1 700 y 920 m) (Figs. 2a, b).

Sierras de Tilcara. Se registraron 27 especies de micromamíferos (Cuadro 2). La riqueza de especies mostró 2 picos con 9 especies en los extremos del gradiente altitudinal, a 700 y 4 000 m de altura. Los 2 picos difieren en la composición de especies, a 700 m dominan los murciélagos, mientras que a 4 000 m, el pico de riqueza está compuesto por 8 especies de roedores y 1 marsupial. Existe un pico de riqueza un poco menor (8 especies) en los bosque montano a 2 500 m, compuesto principalmente por roedores. Los 2 índices de recambio de especies describen idéntica variación en la diversidad beta entre sitios a lo largo del gradiente altitudinal con sus valores más altos a 1 050 y luego a 4 050 m. En el AC, el ordenamiento de los sitios sobre el eje 1 (31% de variación explicada) describe claramente el propio gradiente altitudinal. Sobre este eje, 2 sitios de baja altitud (713 y 1 050 m) con dominancia de murciélagos se ubican en el extremo positivo (Figs. 4a, b). Dos sitios de altitudes intermedias (1 700 y 2 500 m) son caracterizados por las especies de roedores típicos de bosques y selvas montanas (Figs. 4a, b). A 4 050 m, en el extremo negativo del eje, 6 especies son exclusivas de las estepas altoandinas (*Octodontomys gliroides*, *Neotomys ebriosus*, *Thylamys pallidior*, *Abrothrix jelskii*, *Auliscomys sublimis* y *Akodon albiventer*). En el pastizal de neblina a 3 100 m, las especies son compartidas con niveles superiores e inferiores, describiendo un claro gradiente de ocurrencia y abundancia (Fig. 4b) y ubicando al sitio en una posición intermedia (Fig. 4a).

Sierras de Zenta. Se registraron 24 especies en este transecto (Cuadro 2). La variación de la riqueza de especies fue bimodal con 2 picos de 10 especies, 1 a 1 008 m (5 roedores, 4 murciélagos y 1 marsupial) y otro a 2 050 m (9 roedores y 1 marsupial). Los 2 índices de

Cuadro 3. Valores de índices de recambio de especies B_w : índice de Whittaker y B_{sim} : índice de Simpson

Sitios altitudinales (m)		Micromamíferos totales		Micromamíferos terrestres	
		B_w	B_{sim}	B_w	B_{sim}
Nevados de Aconquija	850-1 200	0.33	0	0.66	0
	1 200-1 690	0	0	0	0
	1 690-2 200	0.33	0	0.33	0
	2 200-2 700	0.12	0.12	0.12	0.12
	2 700-3 200	0.38	0.2	0.38	0.2
Cumbres Calchaquies	3 200-4 200	0.75	0.66	0.75	0.66
	990-1 700	0.44	0.41	0.33	0.16
	1 700-2 300	0.44	0.41	0.36	0.33
	2 300-2 800	0.41	0.16	0.37	0.16
Sierras de Tilcara	2 800-4 200	0.8	0.75	0.8	0.75
	713-1 050	0.33	0.16	0.2	0
	1 050-1 700	0.84	0.83	0.77	0.5
	1 700-2 500	0.2	0.14	0.2	0.14
Sierras de Zenta	2 500-3 100	0.57	0.5	0.57	0.5
	3 100-4 050	0.6	0.5	0.6	0.5
	528-1 008	0.52	0.42	0.4	0.25
	1 008-1 539	0.52	0.42	0.38	0.33
	1 539-2 057	0.41	0.28	0.41	0.28
	2 057-3 100	0.38	0	0.38	0
	3 100-4 050	0.77	0.75	0.77	0.75

diversidad beta tienen sus máximos entre los 2 sitios de mayor altitud, 3 100 y 4 053 m (Cuadro 3). El AC muestra 3 grupos bien definidos de sitios y las especies a lo largo del eje 1 (30%) (Fig. 5). El de mayor altitud (4 050 m) en el lado positivo del eje 1, los de menor altitud (527 y 1 008 m) sobre el extremo negativo del eje, y los de altitudes intermedias próximos al centroide (1 539, 2 057 y 3 100 m) (Figs. 5a, b). Sólo 2 especies se encuentran en posiciones intermedias: *Akodon boliviensis* entre el sitio a 4 053 m y los sitios de elevaciones intermedias y *Thylamys cinderella* entre los sitios de menor e intermedias altitudes (Fig. 5b).

Los gráficos de rango-abundancia permiten visualizar la estructura comunitaria en cada sitio de estudio, así como los cambios en la riqueza, composición y dominancia de las especies entre los sitios de cada transecto altitudinal estudiada (Fig. 6). El rasgo más destacable de las comunidades de micromamíferos en los nevados del Aconquija es la dominancia de *Akodon spegazzinii* en cada sitio donde fue capturado en este transecto. Su abundancia relativa supera ampliamente a la de las demás especies combinadas en todos los sitios con formación boscosa, entre 850 y 2 700 m. La composición de especies de roedores permanece constante entre los 850 y 1 679 m. Por encima de 2 000 m la composición de la comunidad de roedores se ve

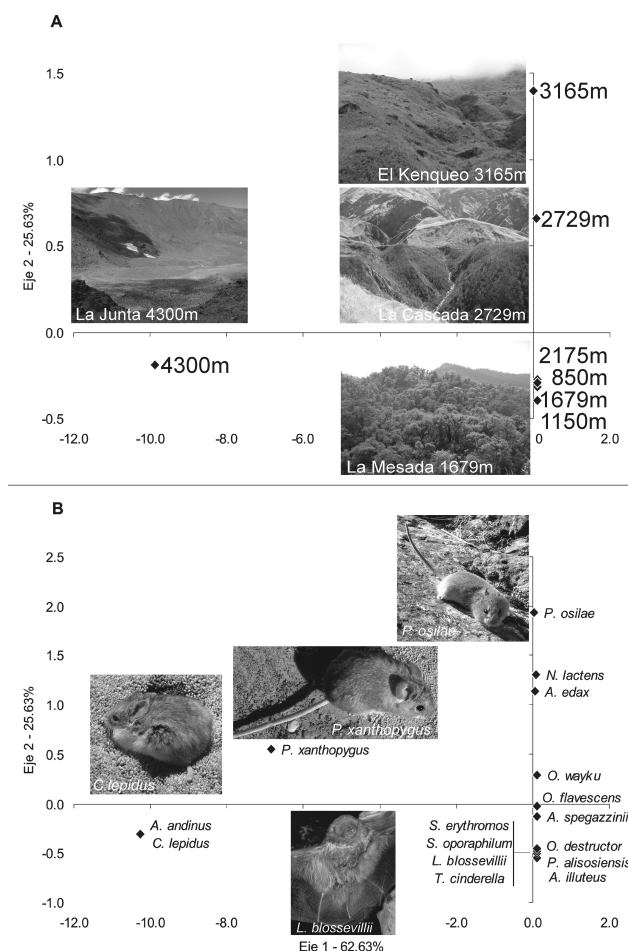


Figura 2. Diagrama de ordenamiento del Análisis de Correspondencias entre sitios y especies del transecto altitudinal de los nevados del Aconquija. El ordenamiento de los sitios y las especies se muestra por separado. A, ordenamiento de los sitios; B, ordenamiento de las especies.

alterada por la aparición de especies características de los bosques montanos (e. g. *A. edax*, *P. osilae*, *Oxymycterus wayku*), acentuándose a 2 700 m. En el pastizal de neblina a 3 165 m las formaciones boscosas desaparecen y, con ellas, todas las especies características de las comunidades de roedores de las selvas montanas, exceptuando a *A. spegazzinii* que permanece dominante, pero con una abundancia relativa similar a la de *P. osilae*. A 4 300 m la comunidad de micromamíferos cambia casi completamente su composición específica, empobreciéndose notablemente en el número de especies.

En cumbres Calchaquies, a diferencia de los nevados del Aconquija, existe una clara sucesión en las especies de roedores que son dominantes en los distintos sitios altitudinales (Fig. 6). En las comunidades de los bosques

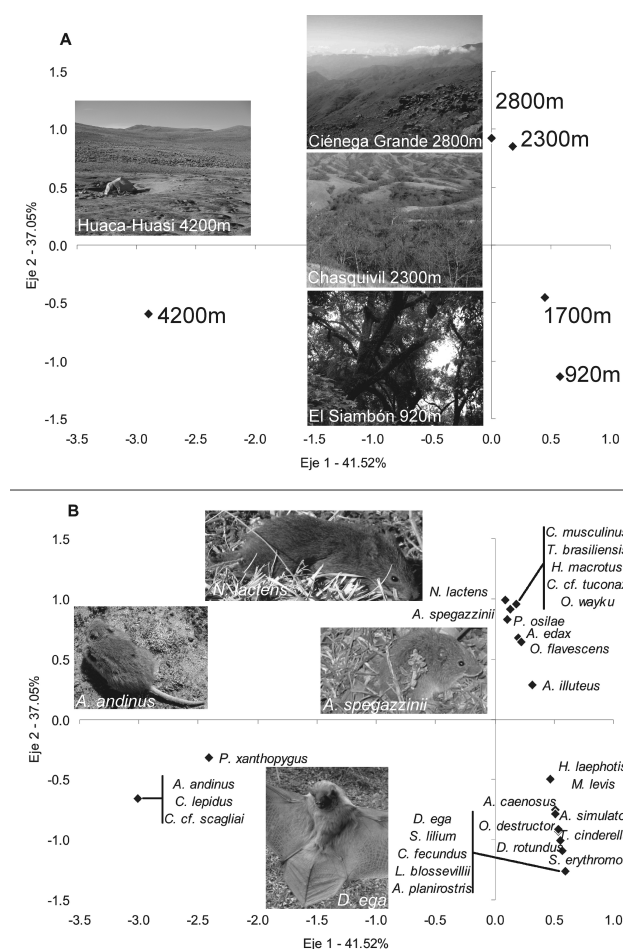


Figura 3. Diagrama de ordenamiento del Análisis de Correspondencias entre sitios y especies del transecto altitudinal de las cumbres Calchaquies. El ordenamiento de los sitios y las especies se muestra por separado. A, ordenamiento de los sitios; B, ordenamiento de las especies.

montanos, a 2 300 m, es notable la dominancia de *A. spegazzinii*, siendo raro a menor altura en las selvas montanas. De forma similar a lo que sucede en nevados del Aconquija, por encima de la línea superior del bosque, se pierden muchas especies y la comunidad de micromamíferos queda caracterizada principalmente por la dominancia conjunta de *A. spegazzinii* y *P. osilae*. Igualmente, existe un abrupto cambio de composición específica y caída en la riqueza entre los sitios de pastizales de neblina de alrededor de 3 000 m y los de estepas altoandinas de alrededor de 4 000 m en ambos transectos (Fig. 6).

En sierras de Tilcara las comunidades de micromamíferos de selvas pedemontanas (713 y 1 008 m) están caracterizadas por la dominancia de una especie de murciélago (*Sturnira lilium*). Ascendiendo hacia los sitios

de selva montana (1 700 m) y bosque montano a 2 500 m, la comunidad de micromamíferos pasa a estar dominada por los roedores *Akodon budini* y *O. destructor* (Fig. 6). Como sucede en los transectos del sur previamente descritos, muchas especies desaparecen por encima de la línea superior del bosque. Igualmente, las especies típicas de los pastizales de neblina, *P. osilae*, *N. lactens* y *A. edax* se encuentran presentes a 3 100 m en las sierras de Tilcara, pero aquí domina *A. boliviensis*. Entre los pastizales de neblina a 3 100 m y las estepas altoandinas a 4 000 m, existe un marcado recambio de especies con dominancia de *A. albiventer* en la cumbre.

En sierras de Zenta, al igual que en las sierras de Tilcara, los 2 sitios de menor altitud están dominados por *S. lilium*. En la selva montana, superior a 1 500 m existe una marcada dominancia del pequeño roedor *Akodon fumeus*,

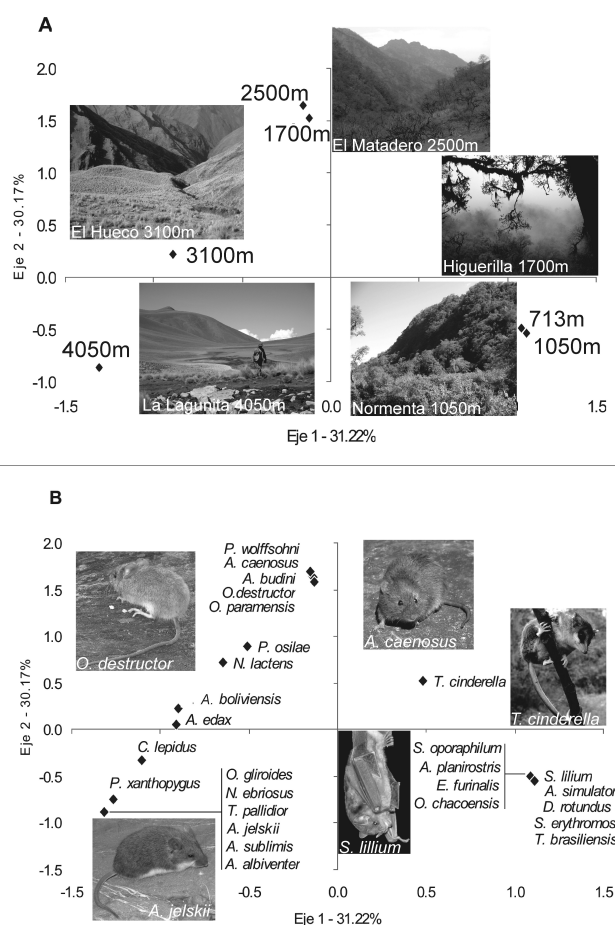


Figura 4. Diagrama de ordenamiento del Análisis de Correspondencias entre sitios y especies del transecto altitudinal de las sierras de Tilcara. El ordenamiento de los sitios y las especies se muestra por separado. A, ordenamiento de los sitios; B, ordenamiento de las especies.

seguido de *A. budini*; ambas caracterizando el extremo norte de las yungas de Argentina. En los bosques montanos a 2 057 m la comunidad es dominada por *P. osilae*, con cierta equitatividad en las restantes como producto de la aparición de especies típicas de los pastizales de neblina (*N. lactens*, *A. edax* y *A. boliviensis*) en frecuencia similar a especies características de los bosques (*O. destructor*, *O. flavescens* y *Oxymycterus paramensis*). Hacia los pastizales de neblina la marcada pérdida de especies con respecto a las formaciones boscosas inferiores es ya una característica general de las yungas Argentinas. A 3 100 m la comunidad de los pastizales de neblina es dominada por *A. boliviensis*. Como ocurre en todos los transectos altitudinales estudiados, existe un abrupto cambio en la composición de especies entre pastizales de neblina y estepas altoandinas de las cumbres.

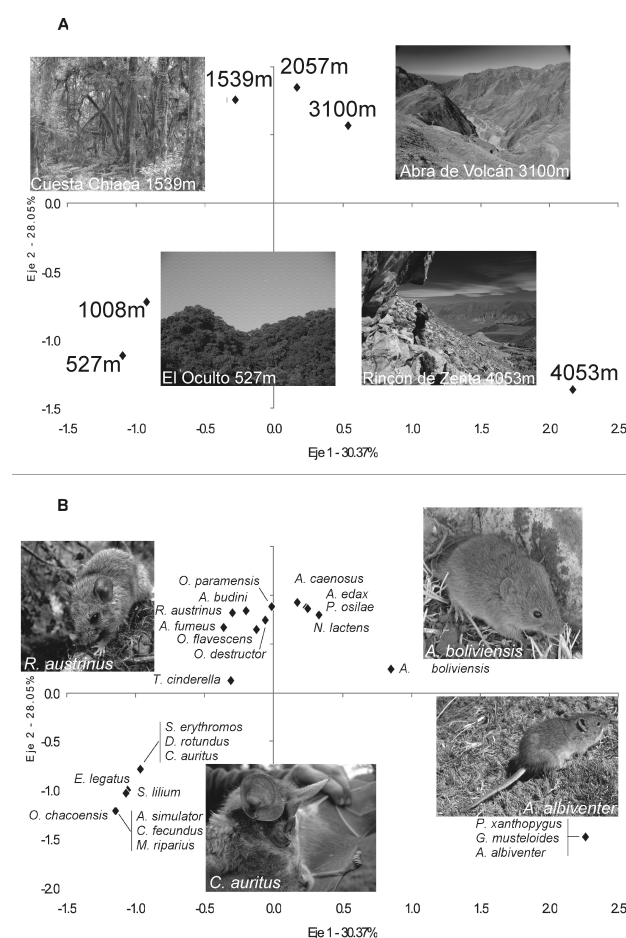


Figura 5. Diagrama de ordenamiento del Análisis de Correspondencias entre sitios y especies del transecto altitudinal de las sierras de Zenta. El ordenamiento de los sitios y las especies se muestra por separado. A, ordenamiento de los sitios; B, ordenamiento de las especies.

El ACD aplicado a una matriz de frecuencia de las 48 especies capturadas en los 24 sitios de estudio, indica que la altitud es la principal fuente de variación en la composición específica de las comunidades de micromamíferos, pese a las diferencias latitudinales existentes entre los transectos. El ordenamiento de los sitios y las especies en el eje 1 del ACD (15.42%), claramente reflejan el propio gradiente altitudinal (Fig. 7). Es evidente que los sitios de mayor altitud de los 4 transectos se ubican en el extremo derecho del eje 1 (Fig. 11a). El sitio a 4 050 m en sierras de Tilcara (ST 4050) se diferencia de los otros sitios ubicados a más de 4 000 m de altura por la presencia exclusiva de 5 especies (*N. ebriosus*, *O. gliroides*, *A. sublimis*, *A. jelskii* y *T. pallidior*) y por la alta abundancia de *A. albiventer* (Fig. 7b). Inmediatamente se observa un grupo de sitios que corresponden a los pastizales de neblina de los 4 transectos altitudinales (NA 3165, CC 2800, ST 3100 y SZ 3100) y 2 sitios correspondientes a bosques montanos, de las sierras de Zenta y de nevados del Aconquija (SZ 2057 y NA 2700) (Fig. 11a). Se encontró una estrecha asociación entre este grupo de sitios y 3 especies en particular (*A. edax*, *P. osilae* y *N. lactens*) (Fig. 7b). Nótese que *A. boliviensis* se encuentra en una posición intermedia en el grupo de especies que caracteriza a los sitios de más de 4 000 m de altura y a los de pastizales de alrededor de 3 000 m (Fig. 7b). Esto se debe, en parte, a que esta especie fue capturada a 4 050 m en las sierras de Zenta, pero fundamentalmente a que sólo se encuentra en los transectos del sector norte del área de estudio, sierras de Tilcara y sierras de Zenta, lo que determina una leve, pero notable separación de los 2 sitios de pastizal a 3 100 m de los transectos septentrionales (ST 3100 y SZ 3100), respecto al de los transectos australes (NA 3165 y CC 2800) (Fig. 7a). El siguiente grupo, prosiguiendo desde la izquierda por el eje 1, está conformado por sitios de bosque montano (triángulos) y elvas montanas (cuadrados), pero solamente de los transectos australes, es decir, nevados del Aconquija y cumbres Calchaquíes. Es en este punto donde el ACD muestra cierta segregación de sitios y especies sobre el eje 2 (9.7%). El eje 2 diferencia básicamente 2 grupos de sitios. Por un lado, los previamente mencionados de bosques y selvas de los transectos australes (NA 2175, CC 2300, NA 850, NA 1150, NA 1679), en estrecha asociación con las especies *A. spegazzinii*, *O. wayku*, *Phyllotis alisosiensis*, *A. illuteus*, *Calomys musculus*, *O. flavescens* y *Akodon caenosus* (Fig. 7b). Por otro lado, se agrupan los sitios correspondientes a bosques y selvas montanas de los transectos septentrionales, sierras de Tilcara y sierras de Zenta (SZ 1539, SZ 1008, SZ 1700 y ST 2500). Este grupo de sitios se encuentra en estrecha asociación con especies más frecuentes en las regiones más septentrionales de las yungas, como *Chrotopterus*

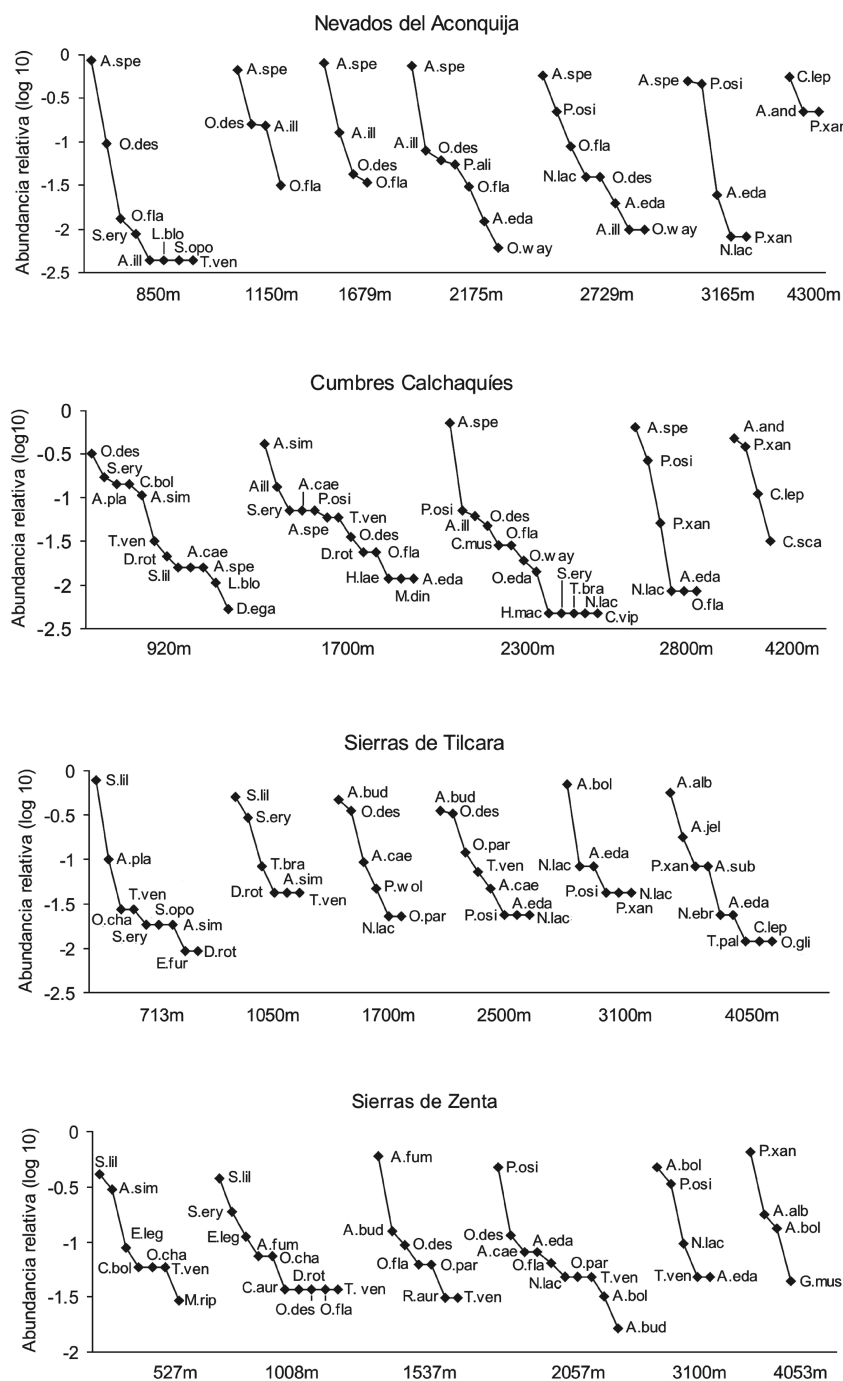


Figura 6. Diagrama de Rango-Abundancia de las especies de micromamíferos capturadas en cada sitio de estudio. Las especies se identifican con la primera letra del nombre genérico seguida de las 3 primeras letras del nombre específico.

auritus y *O. paramensis*, y con roedores que habitan exclusivamente en las selvas del extremo norte de las yungas de Argentina como *Rhipidomys austrinus*, *A. fumeus*, *A. budini* y *Phyllotis wolffsohni* (Fig. 7b). Los

sitios de menor altitud de los 4 transectos altitudinales, están en estrecha correspondencia con la mayor parte de las especies de murciélagos y con roedores como *Akodon simulator* y *Calomys fecundus*, frecuentes habitantes

de las selvas de yungas en toda su extensión latitudinal (Fig. 7).

Discusión

El presente estudio de riqueza, abundancia, composición y recambio de especies de micromamíferos

en localidades puntuales priorizó la escala espacial a costa de la escala temporal. Los sitios de estudio a lo largo de cada transecto fueron visitados sólo una vez; si bien, se intentó que en todos fuera en época invernal y minimizar el tiempo transcurrido entre los muestreos en sitios altitudinales sucesivos, al menos un sitio en cada transecto fue estudiado en una estación del año diferente

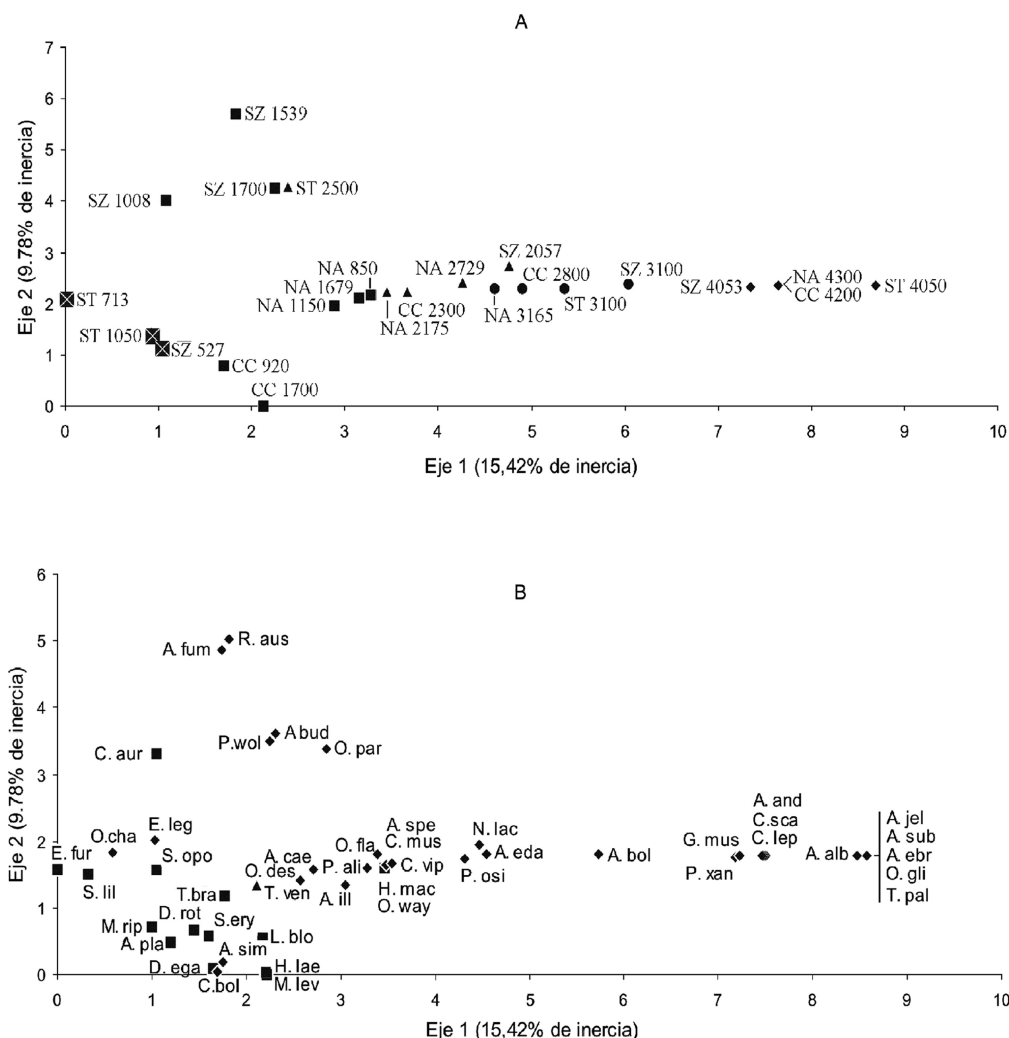


Figura 7. Diagrama de ordenamiento del Análisis de Correspondencias Detendenciado entre los 24 sitios de estudio y las 48 especies registradas en los 4 transectos altitudinales. El ordenamiento de los sitios y las especies se muestra por separado. A, ordenamiento de los sitios: los sitios de estudio se identifican mediante la abreviatura del nombre del transecto altitudinal seguida de la altitud correspondiente (SZ: Sierras de Zenta, ST: Sierras de Tilcara, CC: Cumbres Calchaquíes, NA: Nevados del Aconquija). Los rombos indican sitios de estudio ubicados en las estepas altoandinas, los círculos indican sitios en pastizales de altura, los triángulos indican bosques montanos, los cuadrados indican selvas montanas, los cuadrados con cruz indican selvas Pedemontanas; B, ordenamiento de las especies: los rombos indican especies de roedores, los cuadrados especies de murciélagos y los triángulos especies de marsupiales. El nombre de las especies se abrevia con la primera letra del nombre genérico, seguida de las 3 primeras letras del nombre específico.

a los restantes. A pesar de este esquema de muestreo, los datos de riqueza, abundancia, recambio y composición de especies obtenidos en los transectos estudiados permiten tanto la descripción, caracterización y comparación de la estructura de las comunidades de micromamíferos como la búsqueda de patrones de variación altitudinal en los diferentes parámetros comunitarios.

Micromamíferos terrestres

Éxito de captura. Los 4 transectos altitudinales no muestran un patrón perfecto en cuanto a las altitudes en las que se registró el máximo éxito de captura. Sólo 2 de ellas, cumbres Calchaquíes y sierras de Zenta, coinciden en la ubicación altitudinal del máximo éxito de captura entre 2 000 y 2 500 m. Por el contrario, los otros 2 transectos no sólo difieren en la ubicación altitudinal del máximo éxito de captura, sino que éstos se encuentran en los extremos opuestos de gradiente altitudinal (Fig. 8a). No obstante, un pico secundario de éxito de captura es evidente en altitudes intermedias de ambos transectos (Fig. 8a). Estos 2 picos secundarios se ubican en altitudes alrededor de los 2 000 m, poniendo en evidencia lo que quizás es el patrón emergente más importante en cuanto a la relación entre abundancia de micromamíferos terrestres y elevación: los bosques montanos (ca. 2 000 m) constituyen un área de elevada productividad en las poblaciones de micromamíferos terrestres. Este enunciado constituye una hipótesis a ser puesta a prueba mediante muestreos más prolongados que los realizados para el presente análisis, e incluyendo comparaciones interestacionales. La relación entre el éxito de captura y la altitud, queda en evidencia cuando se evalúan los datos de los transectos combinados mediante LOWESS (Fig. 8b). Sin embargo, al evaluar la significación estadística se obtiene que la tendencia no sea significativa (Cuadro 4).

Riqueza de especies. A diferencia de lo que sucede con el éxito de captura, la variación de la riqueza de micromamíferos terrestres revela un claro patrón altitudinal. En 3 de los 4 transectos estudiados, el máximo número de especies se registró en altitudes intermedias entre 1 500 y 2 500 m (Fig. 9a). Las sierras de Tilcara es la única en la que la máxima riqueza específica no se observa en altitudes intermedias, sino que, sorprendentemente, el pico se encuentra en las estepas altoandinas a 4 000 m de altura. Sin embargo, en este transecto existe un segundo pico de riqueza en los bosques montanos a 2 500 m (Fig. 9a). El análisis con LOWESS revela un claro patrón curvilíneo en la variación altitudinal, ubicando el máximo de riqueza, aproximadamente, a 2 200 m de altitud. Los resultados del análisis de significancia demuestran que la tendencia es significativa para polinomios de segundo, tercer, cuarto y quinto orden (Cuadro 4). La riqueza de los micromamíferos

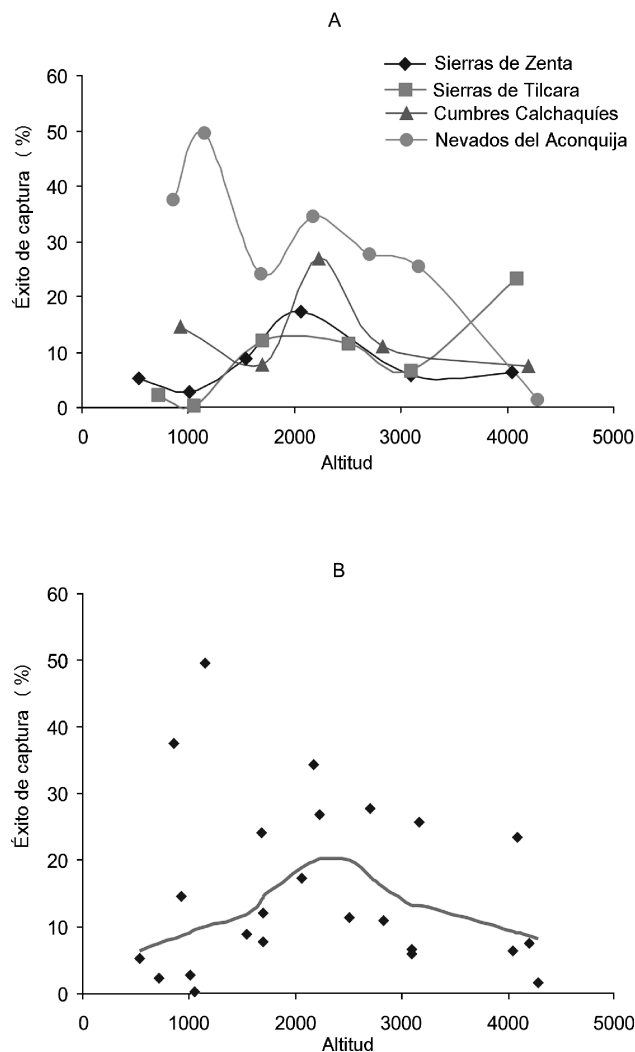


Figura 8. Variación altitudinal en el éxito de captura de micromamíferos terrestres. A, transectos altitudinales individuales; B, transectos altitudinales combinados, la línea de tendencia ajustada mediante LOWESS.

terrestres se encuentra en estrecha relación con la línea superior de bosque. El pico de riqueza fue vinculado a la heterogeneidad del hábitat, permitiendo la coexistencia de numerosas especies con diferentes requerimientos de hábitat en un punto altitudinal particular (Ferro y Barquez, 2009). En efecto, las especies características de los pastizales de neblina, así como de los bosques y selvas montanos se encuentran juntas en el límite entre bosque y pastizal. Adicionalmente, se registró una alta concertación de endemismos en los bosques montanos que contribuye al pico de riqueza en altitudes intermedias (Ferro, 2010; 2013).

Recambio de especies. Los 2 índices de recambio de

Cuadro 4. Resultado de las regresiones polinomiales de primero a quinto orden, entre altitud y éxito de captura, riqueza y recambio de especies micromamíferos terrestres. Un asterisco indica que la tendencia es significativa y 2 asteriscos indican que la tendencia es muy significativa. El éxito de captura fue transformada (raíz cuadrada) para normalizar su distribución

Orden de polinomio	Éxito de captura	Riqueza (núm. de especies)	Diversidad β_w	Diversidad β_{sim}
1	$R^2= 0.01$ $P= 0.80$	$R^2= 0.00$ $P= 0.90$	$R^2= 0.21$ $P= 0.04^*$	$R^2= 0.40$ $P= 0.002^{**}$
2	$R^2= 0.13$ $P= 0.21$	$R^2= 0.33$ $P= 0.01^*$	$R^2= 0.43$ $P= 0.008^{**}$	$R^2= 0.56$ $P= 0.001^{**}$
3	$R^2= 0.14$ $P= 0.38$	$R^2= 0.33$ $P= 0.03^*$	$R^2= 0.44$ $P= 0.02^*$	$R^2= 0.61$ $P= 0.001^{**}$
4	$R^2= 0.14$ $P= 0.55$	$R^2= 0.39$ $P= 0.04^*$	$R^2= 0.48$ $P= 0.03^*$	$R^2= 0.61$ $P= 0.004^{**}$
5	$R^2= 0.15$ $P= 0.56$	$R^2= 0.47$ $P= 0.02^*$	$R^2= 0.48$ $P= 0.07$	$R^2= 0.65$ $P= 0.005^{**}$

especies mostraron un patrón muy evidente con altos valores a mayores elevaciones, cabalmente sintetizado mediante la utilización LOWESS para evaluar la tendencia general en los valores de diversidad beta en las 4 transectos combinadas (Fig. 10). La existencia innegable de un marcado incremento en la diversidad beta con la altitud, sugiere una relación lineal entre altitud y recambio de especies. De hecho, una regresión lineal simple es significativa para ambos índices, pero las regresiones polinómicas también lo son, aumento del coeficiente de regresión y del nivel de significación (Cuadro 4). Los picos de recambio de especies indican una diferenciación en composición de especies de las comunidades de micromamíferos entre un nivel altitudinal y otro. El marcado recambio de especies a 3 500 m ha sido vinculado con la transición biogeográfica entre la región Neotropical y la Andina (*sensu* Morrone, 2002, 2006) proponiéndose los 3 500 m como el límite altitudinal entre ambas regiones en los Andes del noroeste Argentino (Ferro, 2013).

Micromamíferos

Riqueza de especies. El claro patrón de máxima riqueza en altitudes intermedias obtenido para los micromamíferos terrestres es oscurecido cuando se suman los murciélagos al análisis (Fig. 11a). Tres de los 4 transectos muestran más de un pico de riqueza específica, en general, 1 en altitudes bajas y otro en altitudes medias. El análisis de los datos combinados, mediante LOWESS, revela un descenso de la riqueza específica de micromamíferos hasta 1 700 m y un pico secundario, aproximadamente a 2 300 m. El análisis de regresión polinomial no detecta una tendencia significativa en la variación altitudinal de la riqueza de

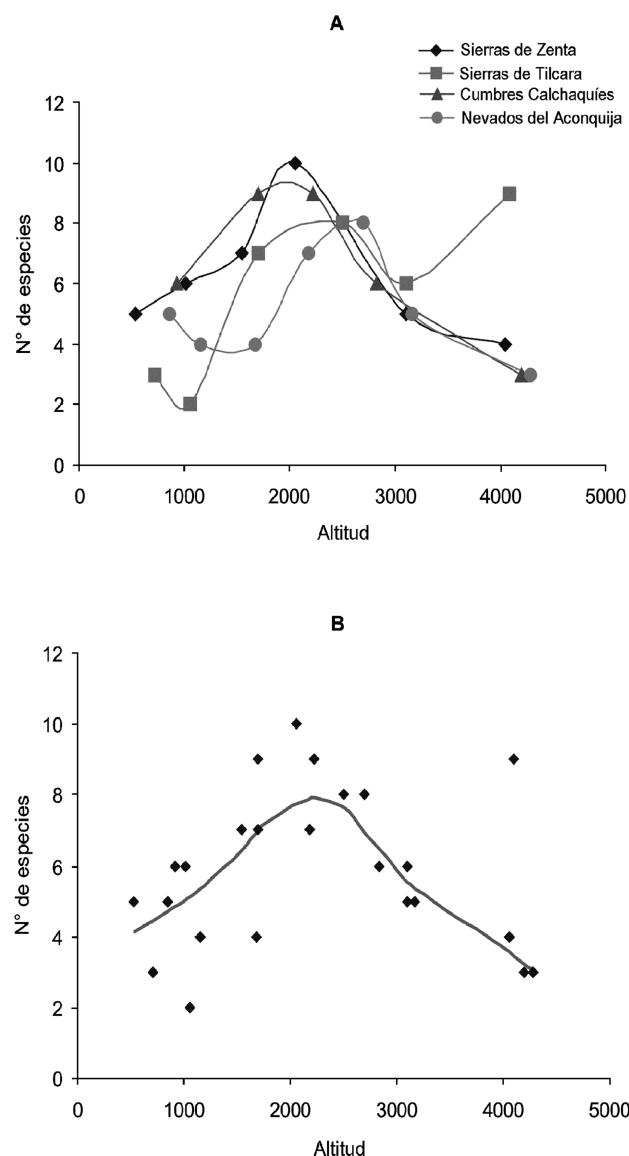


Figura 9. Variación altitudinal en la riqueza de especies de micromamíferos terrestres. A, transectos altitudinales individuales; B, transectos altitudinales combinados, la línea de tendencia ajustada mediante LOWESS.

especies para una función cuadrática o de orden superior, pero sí una caída lineal en el número de especies (Cuadro 5). Los 2 grandes grupos de micromamíferos estudiados, murciélagos y roedores, generan patrones diferentes de variación altitudinal si son tratados en conjunto o por separado. Los murciélagos muestran una caída lineal tanto de riqueza como de abundancia con la altitud, mientras en los roedores la tendencia es curvilínea con un pico en altitudes intermedias. Esto estaría indicando que la historia evolutiva de los grupos naturales tiene mayor peso en

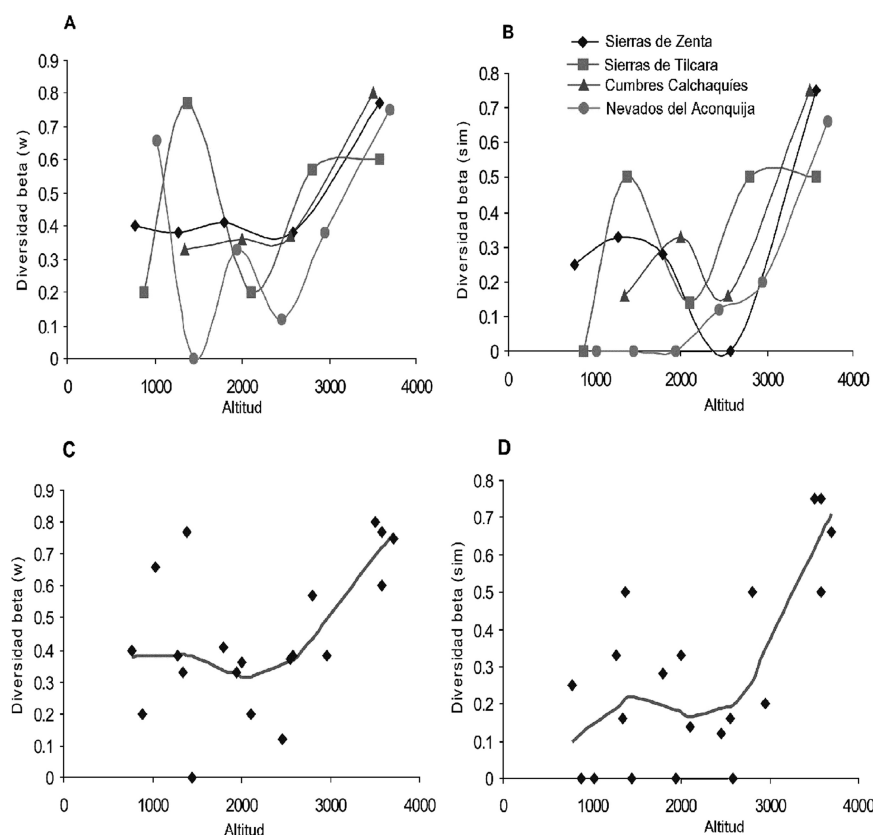


Figura 10. Variación altitudinal en los valores de los índices de recambio de especies de micromamíferos terrestres. A, índice de Whittaker para los transectos individuales; B, índice de Simpson para los transectos altitudinales; C, índice de Whittaker para los transectos combinados, línea de tendencia ajustada mediante LOWESS; D, índice de Simpson para los transectos combinados, línea de tendencia ajustada mediante LOWESS.

la distribución de sus especies que los factores físicos, climáticos y ambientales. Sin embargo, es importante destacar que los murciélagos sólo han sido registrados en la mitad inferior del gradiente altitudinal y los intervalos altitudinales utilizados en este estudio pueden producir una visión muy simplificada del verdadero patrón de variación altitudinal en este grupo. Para el estudio de los mismos sería necesario registrar la composición de especies en intervalos altitudinales más pequeños y utilizar mayor diversidad de métodos de registro. Por ejemplo, en todos los sitios de bosque montano (ca. 2 000 m) se observaron murciélagos volando, pero fue imposible capturarlos y/o determinar su identidad específica con los métodos empleados en este estudio.

Recambio de especies. Los índices de recambio de especies para los micromamíferos en su conjunto no presentan cambios sustanciales respecto a lo que se describió previamente para micromamíferos terrestres (Fig. 12). Ambos índices muestran una clara tendencia a valores

altos en máximas altitudes. Las diferencias con respecto a los micromamíferos terrestres ocurren en los valores de los índices, pero no en la forma en que se relacionan con la altitud. Sin embargo, los cambios en los valores de los índices determinan cambios en la significancia de sus relaciones con la altitud. Para ambos índices de diversidad beta la tendencia fue significativa para funciones cuadráticas y cúbicas (Cuadro 5). Tanto los índices de recambio como el análisis de correspondencia aplicado a los transectos altitudinales individuales, sugieren 3 ensambles de especies a lo largo de este gradiente: un conjunto de tierras bajas, un conjunto de altitudes intermedias y, con mayor diferenciación, los de tierras altas por encima de 3 500 m.

Síntesis de la caracterización de las comunidades de micromamíferos. Nuestros resultados demuestran la existencia de especies características de los sectores norte y sur del área de estudio y especies características de los diferentes niveles altitudinales. Esto permite caracterizar las

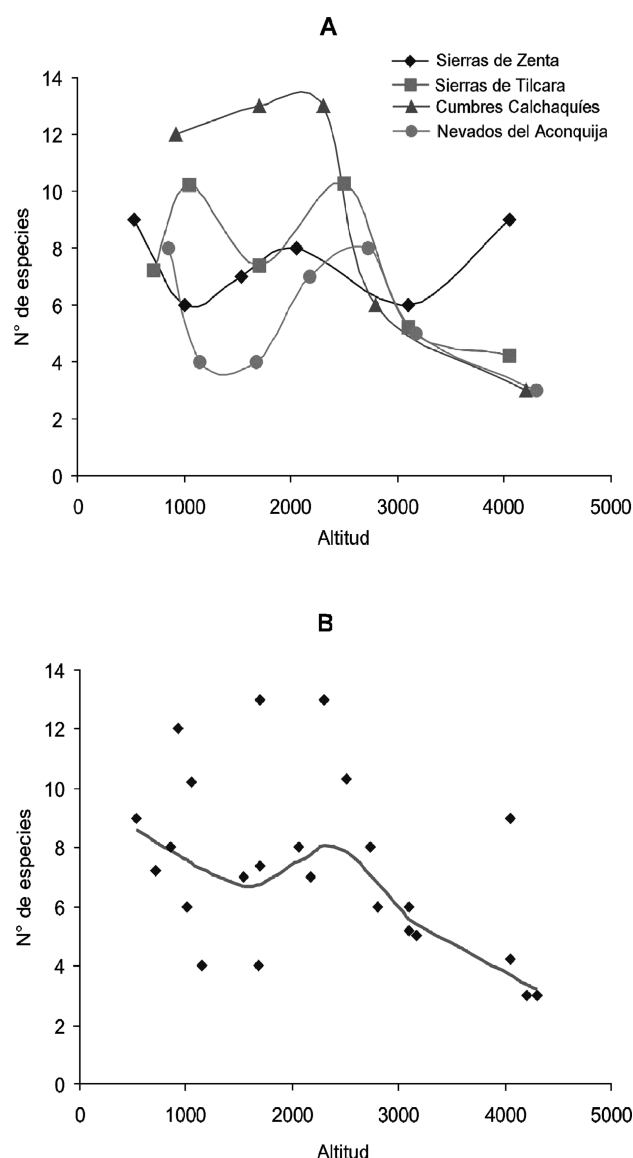


Figura 11. Variación altitudinal en la riqueza de especies de micromamíferos. A, transectos altitudinales individuales; B, transectos altitudinales combinadas, la línea de tendencia ajustada mediante LOWESS.

faunas de los distintos niveles altitudinales y latitudinales en las yungas de Argentina.

Los rasgos en común de los niveles altitudinales inferiores, en los extremos norte y sur del área de estudio, marcan la presencia y alta frecuencia de las especies de murciélagos: *S. lilium*, *S. erythromos*, *S. oporaphilum*, *Artibeus planirostris*, *Desmodus rotundus*, de los roedores: *A. simulator*, *A. caenosus*, *C. fecundus*, *O. destructor*, *O. flavescens* y el marsupial: *T. cinderella*. Las especies que caracterizan a las selvas montañas del norte del área de

estudio son *A. fumeus*, *R. austrinus*, *Euryoryzomys legatus* y *Oligoryzomys chacoensis*. En el sector sur *A. spegazzinii* y *A. illuteus* caracterizan tanto a las selvas montañas como a los bosques montanos.

Los bosques montanos del extremo norte de las yungas de Argentina se caracterizan por la presencia exclusiva de *P. wolffsohni* y *A. budini*, esta última con alta abundancia al igual que *O. paramensis*. Por su parte, los bosques montanos de las yungas australes son claramente diferenciables de los septentrionales por la presencia exclusiva de *A. spegazzinii*, *A. illuteus*, *O. wayku* y *P. alisosiensis*.

En los pastizales de neblina de los 4 transectos altitudinales las especies comunes son *P. osilae*, *N. lactens* y *A. edax*, pero en el extremo norte existe *A. boliviensis*, una especie que los singulariza por su presencia exclusiva y dominancia. En el extremo sur, como ya se mencionó, *A. spegazzinii* habita en todos los niveles altitudinales, pero siempre es dominante en los pastizales de neblina y en los bosques montanos del sur de las yungas, estando ausente en el extremo norte.

En las estepas altoandinas de los 2 transectos más australes es característica la presencia combinada de *A. andinus*, *P. xanthopygus* y *C. lepidus*. Sin embargo, ninguna de estas especies es exclusiva del extremo sur del área de estudio, por lo que la fauna altoandina de los transectos australes parece ser una versión empobrecida de las del norte, las que se caracterizan por la alta abundancia de *A. albiventer*, *P. xanthopygus* y por la presencia de especies que alcanzan su límite de distribución austral en la puna de Salta y Jujuy, como *O. gliroides*, *A. sublimis*, y *A. jelskii*.

Más allá de su importancia en el camino hacia la comprensión de los procesos que gobiernan la distribución

Cuadro 5. Resultado de las regresiones polinomiales de primero (lineal) a quinto orden, entre altitud y riqueza e índices de recambio de especies de micromamíferos. Un asterisco indica una tendencia significativa

Orden de polinomio	Riqueza (num. de especies)	Diversidad β_w	Diversidad β_{sim}
1	$R^2= 0.18$ $P= 0.04^*$	$R^2= 0.17$ $P= 0.06$	$R^2= 0.15$ $P= 0.09$
2	$R^2= 0.22$ $P= 0.06$	$R^2= 0.40$ $P= 0.01^*$	$R^2= 0.35$ $P= 0.02^*$
3	$R^2= 0.23$ $P= 0.14$	$R^2= 0.42$ $P= 0.03^*$	$R^2= 0.41$ $P= 0.03^*$
4	$R^2= 0.25$ $P= 0.22$	$R^2= 0.44$ $P= 0.06$	$R^2= 0.43$ $P= 0.06$
5	$R^2= 0.27$ $P= 0.29$	$R^2= 0.45$ $P= 0.10$	$R^2= 0.47$ $P= 0.08$

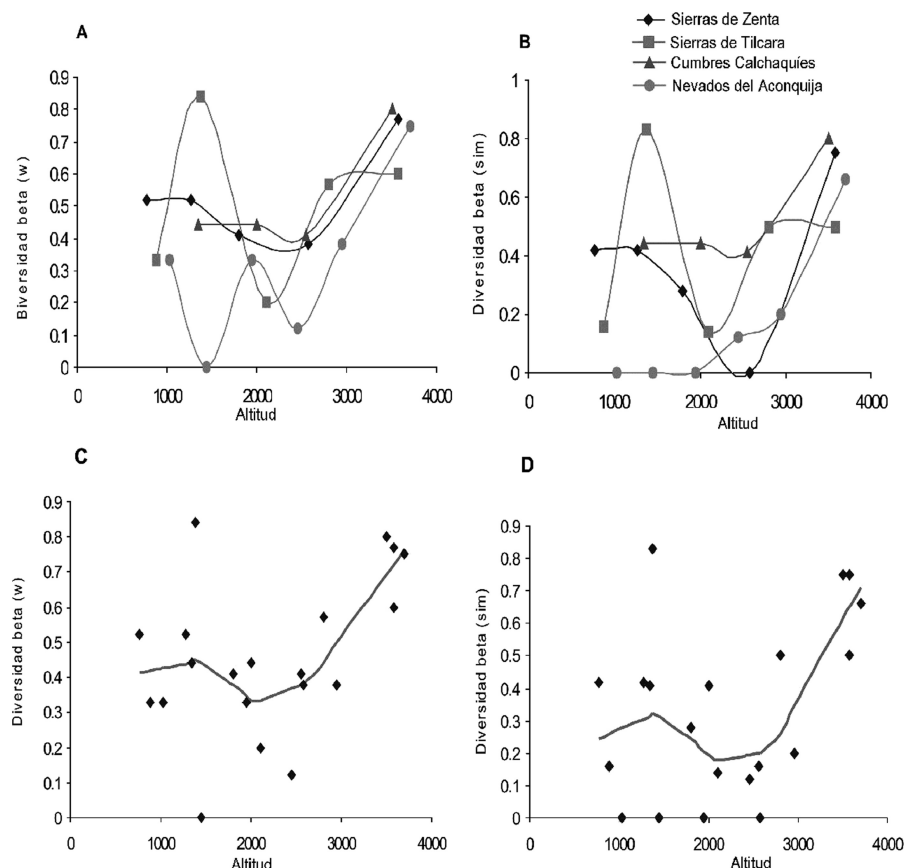


Figura 12. Variación altitudinal en los valores de los índices de recambio de especies de micromamíferos. A, índice de Whittaker para los transectos individuales; B, índice de Simpson para los transectos altitudinales; C, índice de Whittaker para los transectos combinados, línea de tendencia ajustada mediante LOWESS; D, índice de Simpson para los transectos combinados, línea de tendencia ajustada mediante LOWESS.

y la diversidad de las especies, los patrones aquí registrados tienen valor en sí mismos. La identificación de áreas de máxima riqueza específica y de máximo recambio de especies, así como los patrones de composición y abundancia, constituyen información de base fundamental a la hora de tomar decisiones de manejo y conservación de la vida silvestre. Además, los resultados de este trabajo constituyen una base para el monitoreo de las comunidades de micromamíferos, la detección de desplazamientos en los límites de distribución altitudinal y geográfica de las especies a lo largo del tiempo.

Agradecimientos

A Diego Ortiz, David Flores, Mariano Sánchez, María Sandoval, Joaquín Brunet, Marcos Mollerach, Luz Carrizo, Miriam Morales y Valentina Segura por andar kilómetros de ásperos senderos y multiplicar manos en cada trampa

instalada, en cada ejemplar colectado, en cada recolección de leña, tendida de carpa y cocina campera durante 4 años de muestreos imposibles de realizar con sólo 2 manos. También a Carlos Molineri, Patricia Capllonch, Agustina Novillo, Ramiro Ovejero, Soledad Cuello, Leonor Claps, Ana López, Mariana Iruzubieta, Lucia Krapovickas, Pablo Gaudioso, Marcos Foguet, Mariano Hevia, Mariano Riccio, José Busnelli, Mónica Díaz y Marcos Mirande, quienes participaron en alguna actividad, brindado en forma sincera y genuina una invaluable ayuda. A Ruffo Navarro, el “burro” Miguel y el “gordo” Julio por el apoyo en las cumbres Calchaquies; a Horacio Galán, Nacho y Hugo en las sierras de Tilcara. Muy especialmente agradecidos a la Administración de Parques Nacionales, en particular a la delegación del P. N. Campo de los Alisos: Daniel Vega, Juan Santillán, Felipe Nieva y Ubacho Escudero por el gran apoyo logístico en el Aconquija. A la Agencia de Promoción Científica y Tecnológica por

apoyo financiero parcial (PICT 13 280 otorgado a RMB y PICT 2011-N°223 otorgado a IF) y al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (Conicet) de Argentina por sendas becas doctorales; así como a la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Dirección General de Asuntos del Personal Académico (DGAPA) y al Programa de Becas Posdoctorales de la UNAM, por el actual apoyo al primer autor. A los 2 revisores anónimos que mejoraron notablemente la primera versión de este manuscrito. Agradecemos también al editor asociado Dr. Gerardo Sánchez Rojas por su eficaz labor.

Literatura citada

- Aceñolaza, F. G., y A. J. Toselli. 1981. Geología del noroeste argentino. Universidad Nacional de Tucumán, Publicación Especial 1287. Tucumán, Argentina. 212 p.
- Barquez, R. M. y M. M. Díaz. 2001. Bats of the argentine Yungas: a systematic and distributional analysis. *Acta Zoológica Mexicana* (nueva serie) 82:1-81.
- Barquez, R. M., M. M. Díaz y R. A. Ojeda. 2006. Mamíferos de Argentina: sistemática y distribución. SAREM (Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos), Mendoza. 359 p.
- Barquez, R. M. y R. A. Ojeda. 1992. The bats (Mammalia: Chiroptera) of the argentine Chaco. *Annals of Carnegie Museum* 61:239-261.
- Begon, M., J. L. Harper y C. R. Twonsend. 1990. Ecología: individuos, poblaciones y comunidades. Ediciones Omega, Barcelona. 886 p.
- Brown, J. H. 1995. Macroecology. The University of Chicago Press. 269 p.
- Brown, J. H. 2001. Mammals on mountainsides: elevational patterns of diversity. *Global Ecology and Biogeography* 10:101-109.
- Brown, J. H. y A. C. Gibson. 1983. Biogeography. Mosby Co., St. Louis, Missouri. 643 p.
- Cabrera, A. L. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería, Segunda edición, ACME, Buenos Aires. 85 p.
- Cabrera, A. L. y A. Willink. 1980. Biogeografía de América Latina. Serie de Biología, Monografía Núm 13, OEA, Washington, D. C. 122 p.
- Díaz, M. M. y R. M. Barquez. 1999. Contributions to the knowledge of the mammals of Jujuy province, Argentina. *Southwestern Naturalist* 44:324-333.
- Díaz, M. M. y R. M. Barquez. 2007. The wild mammals of Jujuy province, Argentina: systematics and distribution. In *The quintessential naturalist, honoring the life and legacy of Oliver P. Pearson*, D. A. Kelt, E. P. Lessa, J. Salazar-Bravo y J. L. Patton (eds.). University of California Publications in Zoology, Berkeley. p. 417-578.
- Díaz, M. M., J. K. Braun, M. A. Mares y R. M. Barquez. 2000. An update of the taxonomy, systematics, and distribution of the mammals of Salta province, Argentina. Occasional papers, Sam Noble, Oklahoma Museum of Natural History, University of Oklahoma, Norman, Oklahoma 10:1-52.
- Ferro, L. I. y R. M. Barquez. 2009. Species richness of nonvolant small mammals along elevational gradients in Northwestern Argentina. *Biotropica* 41:759-767.
- Ferro, L. I. 2010. Micromamíferos del noroeste argentino: gradientes altitudinales y la transición bosque-puna-monte. Tesis, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán. 181 p.
- Ferro, L. I. 2013. Rodent endemism, turnover and biogeographical transitions on elevation gradients of northwestern argentinean andes. *Mammalian Biology* 78:322-331.
- Giannini, N. P. 1999. Selection of diet and elevation of two sympatric species of *Sturnira* in an Andean rainforest. *Journal of Mammalogy* 80:1186-1195.
- Greenacre, M. J. y E. S. Vrba. 1984. Graphical display and interpretation of antelope census data in African wildlife areas, using correspondence analysis. *Ecology* 65:984-997.
- Hill, M. O. y H. G. Gauch. 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetation* 42:47-58.
- Hueck, K. 1978. Los bosques de Sudamérica. Sociedad Alemana de Cooperación Técnica, Eschborn, Hesse. 476 p.
- Jayat, J. P., P. E. Ortiz y M. D. Miotti. 2008. Distribución de sigmodontinos (Rodentia: Cricetidae) en pastizales de neblina del noroeste argentino. *Acta Zoológica Mexicana* 24:137-177.
- Koleff, P. 2005. Conceptos y medidas de la diversidad beta. In *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*, G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.). Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza. p. 19-40.
- Lennon, J. J., P. Koleff, J. J. D. Greenwood y K. J. Gaston. 2001. The geographical structure of British bird distributions: diversity, spatial turnover and scale. *Journal of Animal Ecology* 70:966-979.
- Mares, M. A., R. A. Ojeda y M. Kosco. 1981. Observations on the distribution and ecology of the mammals of Salta province, Argentina. *Annals of Carnegie Museum* 50:151-206.
- Mares, M. A., R. A. Ojeda, J. K. Braun y R. M. Barquez. 1997. Systematics, distribution, and ecology of the mammals of Catamarca province, Argentina. In *Life among the Muses: papers in honor of James S. Findley, T. L. Yates, W. L. Gannon y D. E. Wilson* (eds.). The Museum of Southwestern Biology, the University of New Mexico, Albuquerque. p. 89-141.
- Mares, M. A., R. M. Barquez, J. K. Braun y R. A. Ojeda. 1996. Observations on the mammals of Tucumán province, Argentina. I. Systematics, distribution, and ecology of the Didelphimorphia, Xenarthra, Chiroptera, Primates, Carnivora, Perissodactyla, Artiodactyla, and Lagomorpha. *Annals of Carnegie Museum* 65:89-152.
- McCain, C. M. 2005. Elevational gradients in diversity of small mammals. *Ecology* 86:366-372.
- McCain, C. M. y J. A. Grytnes. 2010. Elevational gradients in species richness. *Encyclopedia of life sciences*. John Wiley & Sons, Ltd. Chichester. p. 1-10. DOI: 10.1002/9780470015902.

- a0022548
- McCain, C. M. 2007. Could temperature and water availability drive elevational species richness patterns? A global case study for bats. *Global Ecology and Biogeography* 16:1-13.
- Morrone, J. J. 2001. Biogeografía de América Latina y el Caribe. M&T-Manuales & Tesis. SEA (Sociedad Entomológica Aragonesa). Vol. 3. Zaragoza. 148 p.
- Morrone, J. J. 2002. Biogeographical regions under track and cladistic scrutiny. *Journal of Biogeography* 29:149-152.
- Morrone, J. J. 2006. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Review of Entomology* 51:467-494.
- Rahbek, C. 1995. The elevational gradient of species richness: A uniform pattern? *Ecography* 18:200-205.
- Ojeda, R. A. y M. A. Mares. 1989. A biogeographic analysis of the mammals of Salta Province, Argentina: patterns of species assemblage in the neotropics. *Special Publications of The Texas Tech University* 27. 66 p.
- Ortiz, P. E. y U. F. J. Pardiñas. 2001. Sigmodontinos (Mammalia: Rodentia) del Pleistoceno tardío del valle de Tafi (Tucumán, Argentina): taxonomía, tafonomía y reconstrucción paleoambiental. *Ameghiniana* 38:3-26.
- Simpson, G. G. 1943. Mammals and the nature of continents. *American Journal of Science* 241:1-31.
- Ter-Braak, C. F. J. 1995. Ordination. In *Data analysis in community and landscape ecology*, R. H. G. Jongman, C. F. J. Ter-Braak y O. F. R. van Tongeren (eds.). Cambridge University Press, Cambridge. p. 91-173.
- Trexler, J. C. y J. Travis. 1993. Nontraditional regression analyses. *Ecology* 74:1629-1637.
- Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30:279-338.



Riqueza y composición florística de pteridobiontes en bosque mesófilo de montaña y ambientes asociados en el centro de Veracruz, México

Species richness and floristic composition of ferns in humid montane forest and associated environments of central Veracruz, Mexico

César I. Carvajal-Hernández✉, Thorsten Krömer y Mario Vázquez-Torres

Centro de Investigaciones Tropicales. Casco de la Ex-hacienda Lucas Martín. Privada Araucarias s/n. Colonia Periodistas. Apartado postal 525 91019. Xalapa, Veracruz, México.

✉ ccarvajal@uv.mx

Resumen. Se describe y compara la riqueza y composición florística de pteridobiontes del bosque mesófilo de montaña y ambientes asociados con diferentes grados de afectación humana en la loma de Santa Rita, ubicada en la sierra de Chiconquiaco del centro de Veracruz, México. Se realizó una comparación con la pteridoflora de otros bosques mesófilos del centro de Veracruz, con base en estudios disponibles en la literatura. Se establecieron 72 parcelas de muestreo de 10 × 10 m cada una en 6 ambientes diferentes; bosque natural, bosque secundario maduro y joven, café de sombra, plantación de *Pinus patula* y pastizales con árboles remanentes. Se registraron un total de 81 especies distribuidas en 18 familias y 36 géneros. Los resultados indican que el bosque natural contiene la mayor riqueza, misma que disminuye conforme aumenta el grado de perturbación del ambiente hasta en un 70%. Se destaca la importancia de los acahuales y el cafetal bajo sombra por retener y permitir el establecimiento de muchas especies compartidas con en el bosque.

Palabras clave: diversidad, gradiente de perturbación, pteridofitas, sierra de Chiconquiaco, vegetación antropizada.

Abstract. We describe and compare the richness and floristic composition of ferns in natural humid montane forest and disturbed environments associated with different degrees of anthropogenic influence. The study sites were located at the Loma de Santa Rita in the Sierra de Chiconquiaco, central region of Veracruz, Mexico. Furthermore, we made a comparison with other fern inventories from humid montane forests in central Veracruz based on published studies. We established 72 sampling plots of 10 × 10 m each in 6 different environments; natural forest, mature and young secondary forest, shade coffee, *Pinus patula* plantation, and pasture with remnant trees. We recorded a total of 81 species distributed in 17 families and 36 genera. The results indicate that the natural forest is most species rich, whereas fern diversity decreases with the degree of vegetation disturbance up to 70%. The study highlights the importance of fallows and shade coffee plantations to retain and allow the establishment of many species also found in the forest.

Key words: diversity, disturbance gradient, pteridophytes, Sierra de Chiconquiaco, secondary vegetation.

Introducción

Los pteridobiontes son 2 grupos taxonómicos con elevada riqueza y abundancia en los bosques tropicales húmedos de montaña del mundo, donde pueden aportar hasta un 19% a la diversidad florística local o regional (Whitmore et al., 1985; Gentry y Dodson, 1987; Kessler, 2001a; Kessler et al., 2001; Kreft et al., 2010). Esta gran riqueza de especies se encuentra representada en su mayoría en un intervalo altitudinal entre 1 000 a 2 000 m debido a variables ambientales como el clima, la temperatura y la humedad (Kessler, 2001b; Krömer et al.,

2005; Kluge et al., 2006; Watkins et al., 2006; Kessler et al., 2011). El intervalo altitudinal donde se conjugan las condiciones de humedad y temperatura más adecuadas para la supervivencia de la mayoría de los helechos y licopodios, coincide con la distribución del bosque mesófilo de montaña (BMM), también llamado bosque de niebla (Challenger, 1998; Conabio, 2010; Toledo-Aceves et al., 2011).

El BMM se encuentra en la zona de transición entre los tipos de vegetación tropicales de baja altitud y los templados de mayor elevación (Challenger, 1998; Villaseñor, 2010). Este tipo de vegetación presenta en México especies de afinidades boreales y tropicales; es decir, en el estrato arbóreo del dosel dominan especies

Recibido: 23 agosto 2013; aceptado: 13 enero 2014

caducifolias templadas, mientras que en el sotobosque persisten especies tropicales perennifolias (Rzedowski, 1978; Conabio, 2010). Las especies del BMM representan alrededor del 10% de la riqueza florística calculada para México, haciéndolo el tipo de vegetación más diverso por unidad de área (Rzedowski, 1991), donde destacan la taxocenosis de los pteridobiontes y las plantas epífitas (cerca del 20 y 30% de las especies, respectivamente; Rzedowski, 1996). Actualmente, el BMM ocupa menos del 1% del territorio nacional, ya que son pocas las zonas del país en que se conjuga la presencia de humedad y temperatura características de estos ambientes (Palacio-Prieto et al., 2000; Conabio, 2010; Toledo-Aceves et al., 2011). Su distribución es en fragmentos aislados en donde cada uno de ellos contiene una composición florística particular, la cual está relacionada con los factores abióticos e historia de vicarianza propios de cada sitio (Ponce-Vargas et al., 2006; Villaseñor, 2010).

Los helechos representan un componente importante en la complejidad florística del BMM, donde destacan por su alta diversidad las especies de la familia Polypodiaceae (Rzedowski, 1996; Williams-Linera et al., 2005; Ponce-Vargas et al., 2006; Mehlreter, 2008), cuyos miembros son frecuentes de encontrar como epífitos de los troncos y en las primeras ramificaciones de los árboles hospederos (Hietz y Hietz-Seifert, 1995; Nieder et al., 2000; Mehlreter et al., 2005; Krömer et al., 2007).

En la sierra de Chiconquiaco, ubicada en el centro del estado de Veracruz, las abruptas laderas y cañadas le han asegurado hasta la fecha una permanencia importante de remanentes del BMM (Conabio, 2010). Estos fragmentos están integrados en un mosaico de vegetación antropizada, que incluye bosques perturbados, vegetación secundaria en diferentes etapas de regeneración, también llamadas acahuales, plantaciones de café y pino, así como pastizales inducidos con árboles remanentes, tal es el caso de la localidad conocida como loma de Santa Rita en el municipio de Yecuatla (Carvajal-Hernández, 2011).

Algunos estudios demuestran que las perturbaciones humanas reducen la riqueza y abundancia de especies de helechos en los sistemas secundarios (Paciencia y Prado, 2005; Carreño-Rocabado, 2006). Sin embargo, algunos ambientes antropizados como las plantaciones de café han demostrado ser reservorios importantes para la conservación de los helechos (Carreño-Rocabado, 2006; Mehlreter, 2008; Moorhead et al., 2010).

Con base en lo anterior y debido a la presencia del BMM en la loma de Santa Rita y la heterogeneidad paisajística que ahí prevalece, la zona representa una oportunidad para el estudio de los impactos que las actividades antropogénicas tienen en la pteridoflora. Por lo tanto, el objetivo de este estudio fue conocer la riqueza

y composición de helechos y licopodios del BMM de la zona, así como de los ambientes antropizados contiguos. Además de comparar la similitud en la pteridoflora de este fragmento con otros del centro de Veracruz.

Materiales y métodos

Área de estudio. La loma de Santa Rita es un referente importante en el complejo de montañas que conforman la sierra de Chiconquiaco en el centro de Veracruz, por su extensión y conservación del BMM. El lugar se ubica en el municipio de Yecuatla (19°49'43" N, 96°48'47" O), en un intervalo de altitud de 700 a 1 450 m (Carvajal-Hernández, 2011); sin embargo, el presente estudio se realizó entre 1 000 y 1 400 m (Fig. 1).

En la zona el clima es templado-húmedo, con una precipitación acumulada anual que fluctúa entre los 1 500 y 2 000 mm, las lluvias más abundantes corresponden al verano (junio-agosto), mientras que la precipitación del mes más seco (mayo) es menor a 60 mm. La temperatura mínima media anual es de 12° C, mientras que la máxima media anual es de 26° C; a lo largo del año se presentan entre 30 y 50 días con niebla (Ruíz-Barradas et al., 2010).

Trabajo de campo y gabinete. Se establecieron un total de 72 parcelas no permanentes de 10 × 10 m entre los meses de febrero de 2009 a marzo de 2010. La distribución de las mismas fue igualitaria en los 6 ambientes que componen la loma de Santa Rita: a) bosque natural (BN) con una superficie de aproximadamente 15 ha; la perturbación humana como la presencia de caminos, tala de árboles y

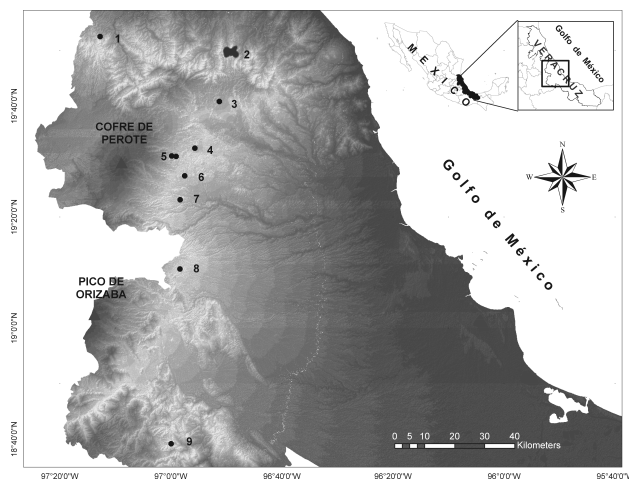


Figura 1. Ubicación de los municipios de los diferentes estudios realizados en BMM del centro del estado de Veracruz, México: 1, Atzacán; 2, Yecuatla (loma de Santa Rita, este estudio); 3, Acatlán; 4, Xalapa; 5, Tlalnelhuayocan; 6, Coatepec; 7, Teocelo; 8, Huatusco; 9, Zongolica (fuente: Inegi, 2000).

extracción de flora y fauna o leña no es conspicua, además, se mantienen árboles de tallas grandes y epífitas vasculares notablemente abundantes; *b*) acahual maduro de más de 20 años (AM) en una superficie aproximada de 7 ha; *c*) acahual joven de menos de 10 años (AJ) y una extensión de 13 ha; *d*) cafetal bajo sombra con árboles remanentes del bosque mesófilo (CA) entre los que destaca *Clethra mexicana* y algunos individuos de los géneros *Quercus* e *Inga*, este ambiente ocupa un área de 6 ha; *e*) pastizal inducido con árboles remanentes que se encuentran en un área de 15 ha (PA); *f*) plantación de *Pinus patula* de más de 20 años con una superficie de 9 ha (PI). Todo este mosaico paisajístico se encuentra en una superficie que originalmente estaba ocupada con BMM y ha tenido diferentes etapas de transformación antrópica. Cada una de las parcelas se dispuso en algún sitio donde se encontró por lo menos un árbol grande, del dosel, que brindara un ambiente microclimático propicio para el establecimiento de los licopodios y helechos.

En cada parcela se registró la presencia tanto de las especies terrestres como de las epífitas. Los helechos epífitos se registraron mediante 2 procedimientos. El primero por medio de la observación directa de las especies en los tallos de todos los árboles o arbustos presentes en la parcela y por observación con binoculares de las ramas y copas de los árboles. El otro procedimiento consistió en el ascenso a 4 árboles: 2 en BN y 2 en AM, mediante el uso de cuerdas y equipo modificado de alpinismo (Perry, 1978), con la finalidad de complementar el registro de las especies no incluidas en la observación directa (Barker y Pinard, 2001; Flores-Palacios y García-Franco, 2001; Gradstein et al., 2003). En los ambientes con un mayor grado de perturbación no fue posible realizar el ascenso a los árboles, debido a su menor talla y a la escasa presencia de las especies en las copas, por lo que solamente se realizó la observación directa.

Las muestras colectadas fueron procesadas y depositadas en el herbario CIB del Instituto de Investigaciones Biológicas de la Universidad Veracruzana en Xalapa, con duplicados depositados en el Herbario Nacional de México (MEXU) del Instituto de Biología, UNAM y el University Herbarium, University of California (UC), Berkeley, EUA. Se determinó la identidad taxonómica de los ejemplares colectados de acuerdo con Mickel y Smith (2004), además de la comparación con ejemplares correctamente curados de los herbarios CIB y XAL del Instituto de Ecología, A. C. en Xalapa.

Se utilizó el programa *EstimateS Win8.00* para obtener los valores de los estimadores no paramétricos de riqueza potencial de especies ICE y Chao 2 (Colwell, 2009), los cuales están basados en datos de presencia-ausencia y toman en cuenta las especies raras; únicas y duplicadas;

éstos son estimadores confiables por tener una menor sensibilidad a la agregación de especies en la etapa inicial del muestreo cuando la distribución de especies es al azar, tal como ocurrió en el presente trabajo (López-Gómez y Williams-Linera, 2006). Con dichos estimadores como referencia se realizaron las curvas de acumulación de especies para evaluar el esfuerzo del muestreo (Colwell et al., 2004).

Se aplicó el índice de Sørensen para conocer la similitud florística de los diferentes ambientes que componen el paisaje de la zona de estudio (Mostacedo y Fridericksen, 2000; Chao et al., 2005). Se realizó, además, un análisis de conglomerados con el programa XL-STAT® para agrupar a los ambientes de estudio con base en la composición pteridoflorística.

Se comparó la riqueza de especies obtenidas en este estudio, únicamente con los datos registrados en el bosque natural, con los resultados de trabajos previamente desarrollados en el estado de Veracruz por diferentes autores (Carreño-Rocabado, 2006; Viccon-Esquivel, 2009; Gómez-Díaz, 2010; Hernández-Rojas, 2010; Fig. 1). Se aplicó el índice de Sørensen y el índice de biodiversidad taxonómica, este último resulta de la división del número de especies registradas entre el logaritmo natural de la superficie estudiada en cada caso (Ponce et al., 2002; Tejero-Díez et al., 2011). Los trabajos incluidos en esta comparación fueron elegidos por lo siguiente: a) se conoce el método empleado y las unidades de muestreo son similares a las utilizadas en este estudio; b) están realizados en zonas con fragmentos de BMM con superficies similares y en la misma región fisiográfica y; c) presentan afinidades climáticas y topográficas.

Resultados

Riqueza y composición de especies. En las 72 parcelas (7 200 m²) se encontraron 81 especies: 7 spp. de licopodios y 74 spp. de helechos, distribuidas en 36 géneros y 18 familias (Apéndice). La riqueza observada varió entre 79 y 98% de la riqueza pronosticada por los estimadores ICE y Chao 2, misma que se ve reflejada en las curvas de acumulación de especies (Fig. 2). El sitio con mayor riqueza fue el bosque natural, seguido del acahual maduro, acahual joven, cafetal bajo sombra, pastizal y, por último, la plantación de pino (Cuadro 1).

Los géneros mejor representados fueron *Asplenium* y *Polypodium* con 8 especies cada uno, seguido de *Thelypteris* con 6. Las familias más ricas en el número de especies fueron Dryopteridaceae (15 spp.), Polypodiaceae (14) y Aspleniaceae (8); 2 especies de esta última familia mostraron preferencia por habitar en el bosque natural, *Asplenium cuspidatum* y *A. harpeodes*, mismas que fueron

exclusivas de este ambiente. En cambio, las especies de *Thepteridaceae* se encontraron exclusivamente en los sitios con mayor perturbación (Apéndice).

Se registraron 5 especies que se encuentran protegidas por la ley mexicana dentro de la Nom-059-Semarnat-2010: *Alsophila firma*, *Dicksonia sellowiana*, *Cyathea divergens* var. *tuerckheimii*, *Psilotum complanatum* y *Marattia laxa*.

Del total de especies registradas, 65% son terrestres y 31% epífitas. En el bosque natural se registró el más alto número de especies (22); en contraste, en la plantación de pinos únicamente se registraron 2 especies de helechos epífitos. El número de epífitas disminuyó de forma gradual conforme avanza el nivel de perturbación del sitio (Cuadro 1).

Similitud florística. El índice de Sørensen muestra que la similitud florística es mayor entre el bosque natural y el acahual maduro. Se destaca que el cafetal bajo sombra, a pesar de estar sometido a intervención humana constante, muestra una semejanza florística con el bosque, incluso

mayor a la que presenta el acahual joven, mismo que contiene una mayor riqueza, mientras que la plantación de pino es el sitio que menor número de especies comparte con el bosque (Cuadro 1).

El análisis de conglomerados mostró una tendencia de agrupar la composición de especies en los sitios que conservan un estrato arbóreo y arbustivo bien definidos; tal es el caso del acahual maduro y el cafetal bajo sombra. Por otro lado, se agruparon en un clado diferente los sitios que no mantienen los estratos bien definidos, tal es el caso del pastizal con árboles remanentes y el pinar. El acahual joven se relacionó con todos los ambientes estudiados, con un 50% de presencia tanto en el primer clado como en el segundo (Fig. 3).

Los datos obtenidos de estudios previos realizados en diferentes fragmentos de BMM de la zona centro de Veracruz, indican una similitud florística muy baja con respecto a la composición de helechos registrados en el presente estudio (Cuadro 2). Los valores obtenidos por el índice de Sørensen no muestran una relación clara con la distancia entre los diferentes sitios de estudio y de acuerdo con el índice de biodiversidad taxonómica, se encontró que los fragmentos de los municipios de Atzacan y Tlalnelhuayocan (Viccon-Esquivel, 2009) son los que presentan los valores más altos, mientras que la zona de estudio del presente trabajo ocupó el tercer lugar con un valor cercano (Cuadro 2).

Discusión

Riqueza y composición de especies. La riqueza de especies de helechos en Veracruz oscila entre 550-565 (Mickel y Smith, 2004; Tejero-Diez et al., 2011; Krömer et al., 2013), por lo tanto, las 81 especies registradas en este estudio representan aproximadamente el 14% de la riqueza total del estado. Este número de especies puede relacionarse con la heterogeneidad ambiental del sitio, al incluir los diferentes ambientes que conforman el paisaje de la loma de Santa Rita, desde ambientes menos perturbados

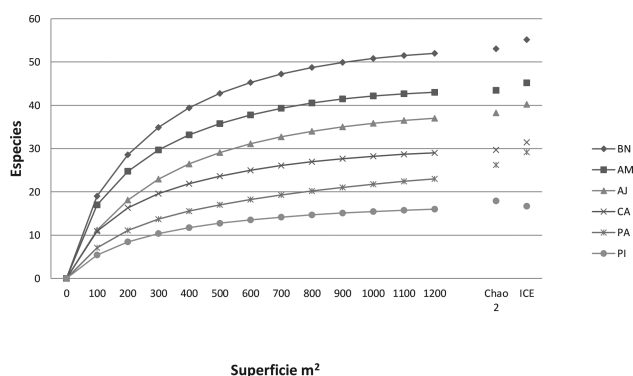


Figura 2. Curva de acumulación de especies y valores estimados de riqueza potencial de especies por Chao 2 e ICE por cada ambiente muestreado (BN, bosque natural; AM, acahual maduro; AJ, acahual joven; CA, cafetal bajo sombra; PA, pastizal con árboles remanentes; PI, pinar cultivado) en el sitio de estudio.

Cuadro 1. Número de familias, géneros y especies (terrestres y epífitas) registrados en los diferentes ambientes estudiados en la loma de Santa Rita, así como la similitud florística de los diferentes ambientes expresada con el índice de Sørensen (en negrillas), donde 1= completamente similar; 0= totalmente distinto; las cantidades en cursivas corresponden al número de especies compartidas

Hábitat	Familias	Géneros	Especies totales (T/E)	Similitud florística					
				BN	AM	AJ	CA	PA	PI
Bosque natural (BN)	13	25	53 (31/22)	—	33	23	22	11	5
Acahual maduro (AM)	15	25	43(27/16)	0.68	—	26	15	17	8
Acahual joven (AJ)	14	23	37(23/14)	0.51	0.64	—	13	17	9
Cafetal (CA)	11	17	29(17/12)	0.53	0.41	0.39	—	11	5
Pastizal (PA)	10	16	23(16/7)	0.28	0.50	0.56	0.42	—	11
Plantación de pino (PI)	9	12	16 (14/2)	0.14	0.26	0.33	0.22	0.56	—

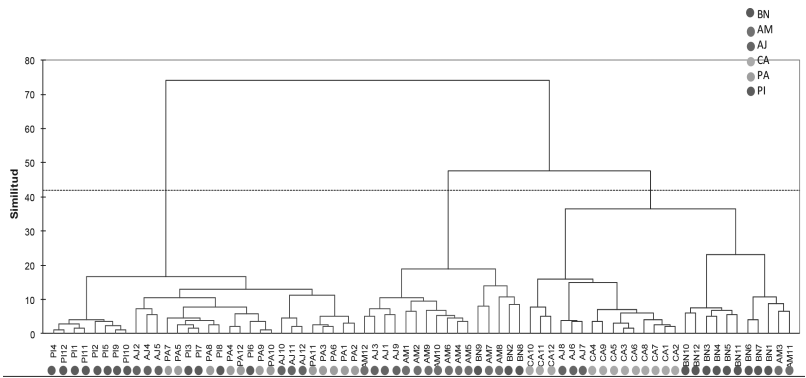


Figura 3. Dendrograma de similitud de las 12 parcelas de cada uno de los 6 ambientes de muestreo, abreviaturas ver figura 2, basado en una matriz de presencia-ausencia.

Cuadro 2. Comparación florística entre los diferentes municipios con fragmentos de bosque mesófilo conservado del centro de Veracruz. Los sitios están ordenados de acuerdo con la distancia que se encuentra respecto al área de estudio del presente trabajo, del más lejano al más cercano. IB= Índice de biodiversidad taxonómica. Similitud florística expresada con el índice de Sørensen (1= completamente similar; 0= totalmente distinto)

Autor	Municipio	Núm. de especies	Distancia (km)	Superficie (ha)	Índice de Sørensen	IB
Viccon-Esquivel (2009)	Zongolica	50	130	0.32	0.18	4.26
Carreño-Rocabado (2006)	Huatusco	24	75	0.15	0.14	7.55
Carreño-Rocabado (2006)	Teocelo	24	53	0.15	0.13	7.55
Carreño-Rocabado (2006)	Coatepec	27	47	0.15	0.19	8.51
Hernández-Rojas (2010)	Tlalnelhuayocan	60	44	0.2	0.18	18.17
Gómez-Díaz (2010)	Tlalnelhuayocan	55	40	0.32	0.21	14.45
Carreño-Rocabado (2006)	Xalapa	16	38	0.15	0.16	5.03
Viccon-Esquivel (2009)	Atzacan	65	37	0.32	0.25	18.54
Hernández-Rojas (2010)	Acatlán	29	17	0.2	0.21	8.78
Carvajal-Hernández (2011)	Yecuatla	53	—	0.12	1	17.21

hasta los completamente transformados. De igual forma se presentan diferentes condiciones microclimáticas de humedad y temperatura, debido a que con la pérdida de árboles, la exposición solar se incrementa y la humedad ambiental contenida en un fragmento de bosque se pierde, lo que propicia el aumento de aire seco y cálido, por lo tanto, aumenta la temperatura y disminuye la humedad (Acebey et al., 2003; Zotz y Bader, 2009). Dicha heterogeneidad permite la presencia de especies de helechos adaptadas a diferentes condiciones climáticas o de perturbación, tal es el caso de los helechos con afinidad a los ambientes xéricos encontrados en los sitios con mayor perturbación. Estos presentan una mayor eficiencia en su conductividad hídrica, en el consumo de agua y la regulación de la pérdida de ésta, además de adaptaciones morfológicas como la presencia de tricomas o escamas que reflejan la luz directa, reducen la temperatura de la hoja y, por consecuencia, la transpiración (Hietz, 2010). Como

ejemplo de estas especies se encuentran: *Hypolepis repens*, *Pleopeltis crassinervata*, *Polypodium collinsii* y *Pteridium* spp. Por otro lado, existen especies que se ven afectadas con los disturbios antrópicos, debido a la sensibilidad a los cambios en la humedad, la exposición solar y el aumento de la temperatura, tal es el caso de las especies de la familia Hymenophyllaceae (Krömer y Gradstein, 2003; Werner et al., 2005; Flores-Palacios y García-Franco, 2008; Gehrig-Downie et al., 2012).

Paciencia y Prado (2005) analizaron un gradiente de perturbación antrópica que incluye sistemas de cultivo en la Amazonia de Brasil, encontraron que los sistemas con un alto grado de disturbio presentaban una disminución de especies de helechos, de entre 40 y 70% de los *taxa* registrados en el ecosistema primario. La misma situación es registrada con las especies de helechos epífitos en regiones andinas de Bolivia, Ecuador y Venezuela, cuya disminución de la riqueza está relacionada con la transformación de los

ecosistemas originales para diversas actividades antrópicas (Barthlott et al., 2001; Krömer y Gradstein, 2003; Werner et al., 2005; Köster et al., 2009). En el presente estudio se observó que la disminución en el número de especies contenidas en el bosque natural comparado con el sitio con mayor perturbación es de casi 70%. Por lo tanto, los cambios en el uso del suelo afectan de igual forma a las especies tanto en regiones tropicales cercanas al Ecuador como en regiones subtropicales como México.

Respecto a las especies epífitas, se registró que la riqueza disminuye conforme los ambientes presentan una influencia antropogénica mayor. Además de la disminución de forofitos, con la pérdida de árboles ocurre una mayor incidencia de luz que incrementa la temperatura y disminuye la humedad ambiental, situación que provoca estrés hídrico a las especies epífitas (Andrade y Nobel, 1997; Barthlott et al., 2001; Flores-Palacios y García-Franco, 2004; Köster et al., 2009; Zotz y Bader, 2009). Por tal razón, los ambientes antropizados tienen una menor riqueza de especies de helechos epífitos.

Similitud florística entre ambientes. Estudios realizados en Oaxaca y Veracruz (Williams-Linera et al., 1998; Romero-Romero et al., 2000) demuestran que la vegetación secundaria puede mantener una buena representación de la flora original. Los sitios con mayor similitud en este estudio son el bosque natural y el acahual maduro (43%), lo cual se explica porque los acahuales con un mayor estado de madurez presentan una composición de especies que incluyen tanto las de hábitat ruderal y cosmopolita, hasta las propias de vegetación primaria (Romero-Romero et al., 2000). El bosque natural, acahual maduro y cafetal bajo sombra tienen una similitud mayor en la composición de especies de helechos, debido a que presentan una estratificación vegetal parecida que mantiene las condiciones microclimáticas y la disponibilidad de microambientes semejantes que favorecen la presencia de una mayor cantidad de especies compartidas (Moreno et al., 2009).

Por otro lado, el acahual joven comparte 50% de la riqueza de especies con los sitios que conservan la estructura del bosque (BC, AM y CA) y la otra mitad con los sitios completamente transformados (PA, PI). Lo cual evidencia que es un estado transicional en la sucesión ecológica y que existe un gradual establecimiento de las especies encontradas en el ambiente con menor perturbación, aunque esto depende del tamaño del fragmento y del tiempo y distancia de su aislamiento del bosque natural (Romero-Romero et al., 2000; Köster et al., 2009).

El cafetal bajo sombra es valorado por su papel en la conservación de especies vegetales tanto leñosas como herbáceas (Bandeira et al., 2005; Espejo-Serna et al., 2005; Hietz, 2005; Carreño-Rocabado, 2006; López-Gómez y

Williams-Linera, 2006; Mehlreter, 2008; Köster et al., 2009; Moorhead et al., 2010). A pesar de ello, y de acuerdo con la riqueza encontrada en el cafetal, únicamente se registraron el 55% de las especies presentes en el bosque, lo que indica que existen algunos helechos susceptibles a los cambios ambientales y no sobreviven en el cafetal, algo similar ocurre con otros grupos taxonómicos como, por ejemplo, las orquídeas (Toledo-Aceves et al., 2012). La mayoría de los helechos encontrados en este ambiente corresponden a especies xerotolerantes adaptadas a condiciones de estacionalidad anual, como ejemplo de ello algunas especies de la familia Polypodiaceae (Hietz y Briones, 1998) y se pierden algunas otras que presentan sensibilidad a los cambios en el ambiente, como ocurrió con las especies de Hymenophyllaceae (Krömer y Gradstein, 2003; Gehrig-Downie et al., 2012).

Riqueza de helechos en los sistemas antropizados. Los helechos son plantas con preferencias a habitar en zonas de montaña con clima húmedo-templado y la mayoría de las especies están relacionadas con condiciones de alta humedad y sombra (Mickel, 1979; Kessler, 2001a; Kluge et al., 2006; Watkins et al., 2006). Por lo anterior, el pastizal y la plantación de pino son los sitios con menor riqueza de helechos y ambos comparten una similitud florística alta. El pinar cultivado tiene una riqueza de especies menor comparado con el pastizal, debido a que las especies del género *Pinus* no representan forofitos adecuados para el establecimiento de epífitas, lo que se explica por la inestabilidad de sus cortezas, ramas delgadas y la poca capacidad de retención de agua (Callaway et al., 2002). Además, se ha demostrado que los pinos tienen una alta eficiencia en la absorción de nitrógeno del suelo y su hojarasca provoca cambios en la composición de la materia orgánica alterando el ciclo de nutrientes (Van Wesenbeeck et al., 2003), lo que podría limitar a algunas especies de helechos terrestres. En este ambiente sólo proliferan especies resistentes como *Blechnum appendiculatum*, *Hypolepis repens*, *Sticherus palmatus* y el género *Pteridium*, mismas que están adaptadas también a condiciones xéricas (Hietz, 2010).

En el pastizal, los árboles remanentes, principalmente de *Clethra mexicana* y *Quercus* sp., mantienen parte de la riqueza de epífitas, además, debido a su cobertura permiten el establecimiento de especies terrestres (Guevara et al., 2005). A pesar de lo anterior, la riqueza que resguardan no es comparable con la de los árboles del interior del bosque, esto se debe a que se reduce al mínimo la unidad del hábitat para ciertas especies, además de que el árbol expuesto recibe una mayor radiación y ocurre un aumento en la evaporación, dichas condiciones cambian radicalmente el microclima y conllevan al estrés hídrico de las plantas (Williams-Linera et al., 1995; Hietz-Seifert et

al., 1996; Flores-Palacios y García-Franco, 2004; Werner et al., 2005; Köster et al., 2009). A pesar de las desventajas que tienen los helechos en términos de supervivencia en el pastizal, un árbol remanente y aislado alberga mayor riqueza que toda la plantación de *Pinus*.

El número de taxa de helechos y lycopodios encontrados en los acahuales manifiesta la importancia de dichos ambientes para su conservación, ya que, además de las especies secundarias arraigadas sobre los sitios sometidos a las nuevas condiciones ambientales, también se observa que el establecimiento de las especies típicas de los ambientes menos perturbados, sucede en medida que las condiciones del fragmento son las adecuadas para su establecimiento.

Diferencias en la pteridoflora del bosque mesófilo. Los BMM de México son diferentes entre sí en cuanto a su composición de especies (Villaseñor, 2010) y el caso de la taxocenosis de los lycopodios y helechos no es ajeno a dicha aseveración. A partir de la comparación de los listados obtenidos en estudios previos en diferentes puntos de la región montañosa del centro de Veracruz se comprobó lo anterior. En Zongolica (Viccon-Esquivel, 2009) se encontraron 50 especies de helechos, de las cuales únicamente 52% fueron registradas en la loma de Santa Rita. Algunas especies consideradas como frecuentes en Zongolica (*Niphidium crassifolium* y *Pleopeltis angusta*) no fueron encontradas en el presente estudio. Para el caso de lo registrado en Acatlán (Hernández-Rojas, 2010) y Tlalnelhuayocan (Gómez-Díaz, 2010), de manera similar al anterior caso, cerca del 50% de las especies de helechos fueron compartidas con la loma de Santa Rita y en Atzalan (Viccon-Esquivel, 2009) se compartieron 45%. No se encontró un patrón que indicara que a mayor cercanía del sitio hubiese una mayor similitud de especies expresada por el índice de Sørensen, ya que ni el sitio más cercano tuvo mayor similitud ni el más lejano tuvo la menor (Cuadro 2). Cabe destacar que los sitios mencionados tienen unidades de muestreo similares, se encuentran en un intervalo altitudinal que va de 1 250 a 1 500 m y la temperatura y precipitación son semejantes.

Lo anterior manifiesta la vulnerabilidad del BMM, ya que si ocurre un disturbio en un área con este tipo de vegetación, no se asegura la permanencia de todas sus especies en otro sitio con características similares. Cuando ocurren cambios en el ambiente natural del bosque ocasionados por las actividades antrópicas, la riqueza puede disminuir hasta en 70%, como se mostró con los datos de este estudio, pero la situación empeora si al menos el 50% de las especies en ese fragmento muy probablemente no se encuentran en otro, lo que deja al BMM como un ecosistema de gran fragilidad y dificultad para su conservación y manejo adecuado.

Agradecimientos

Los autores agradecemos a la familia Castillo, especialmente al Sr. Camilo y su hijo Carlos por el apoyo otorgado en la realización del trabajo de campo en la loma de Santa Rita. A la M. en C. Samaria Armenta-Montero por su valiosa colaboración en el trabajo de campo y ayuda en el procesamiento de los datos. Al Dr. Jürgen Kluge por sus valiosos comentarios. Por último, al Conacyt por la beca otorgada (Núm. 27836) para la realización del estudio de maestría del primer autor.

Literatura citada

- Acebey, A., S. R. Gradstein y T. Krömer. 2003. Species richness and habitat diversification of bryophytes in submontane rain forest and fallows of Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* 19:9-18.
- Andrade, J. S. y P. Nobel. 1997. Microhabitats and water relations of epiphytic cacti and ferns in a lowland neotropical forest. *Biotropica* 29:261-270.
- Bandeira, F. P., C. Martorell, J. A. Meave y J. Caballero. 2005. The role of rustic coffee plantations in the conservation of wild tree diversity in the Chinantec region of Mexico. *Biodiversity and Conservation* 14:1225-1240.
- Barker, M. G. y A. Pinard. 2001. Forest canopy research: sampling problems, and some solutions. *Plant Ecology* 153: 23-38.
- Barthlott, W., V. Schmit-Neuerburg, J. Nieder y S. Engwald. 2001. Diversity and abundance of vascular epiphytes: a comparison of secondary vegetation and primary montane rain forest in the Venezuelan Andes. *Plant Ecology* 152:145-156.
- Callaway, R. M., K. O. Reinhart, G. W. Moore, D. J. Moore y S. C. Pennings. 2002. Epiphyte host preferences and host traits: mechanisms for species-specific interactions. *Oecologia* 132:221-230.
- Carreño-Rocabado, I. 2006. Evaluación de los cafetales bajo sombra y fragmentos de bosque adyacentes como hábitats para conservar la diversidad de los helechos en el estado de Veracruz, México. Tesis, Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Veracruz. 120 p.
- Carvajal-Hernández, C. I. 2011. Riqueza pteridológica del bosque mesófilo de montaña bajo diferentes grados de perturbación. Tesis, Centro de Investigaciones Tropicales, Universidad Veracruzana. Xalapa, Veracruz. 117 p.
- Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: pasado, presente y futuro. Conabio-UNAM. México, D. F. 847 p.
- Chao, A., R. L. Chazdon, R. K. Colwell y T. Shen. 2005. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecology Letters* 8:148-159.
- Colwell, R. K., C. X. Mao y J. Chang. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves *Ecology* 85:2717-2727.

- Colwell, R. K. 2009. EstimateS 8.0 User's Guide. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>; última consulta: 8.XII.2012.
- Conabio (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). 2010. El bosque mesófilo de montaña en México: amenazas y oportunidades para su conservación y manejo sostenible. México, D. F. 197 p.
- Espejo-Serna, A., A. R. López-Ferrari, R. Jiménez-Machorro y L. Sánchez-Saldaña. 2005. Las orquídeas de los cafetales en México: una opción para el uso sostenible de ecosistemas tropicales. *Revista de Biología Tropical* 53:73-84.
- Flores-Palacios, A. y J. G. García-Franco. 2001. Sampling methods for vascular epiphytes: their effectiveness in recording species richness and frequency. *Selbyana* 22:181-191.
- Flores-Palacios, A. y J. G. García-Franco. 2004. Effect of isolation on the structure and nutrient content of oak epiphyte communities. *Plant Ecology* 173:2-59-269.
- Flores-Palacios, A. y J. G. García-Franco. 2008. Habitat isolation changes the beta diversity of the vascular epiphyte community in lower montane forest, Veracruz, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 17:191-207.
- Gentry, A. H. y C. H. Dodson. 1987. Diversity and biogeography of Neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 74:205-233.
- Gómez-Díaz, J. A. 2010. Comparación florística de epífitas vasculares entre un bosque mesófilo de montaña y un acahual en el municipio de Tlalnahuayocan, Veracruz. Tesis, Facultad de Biología, Universidad Veracruzana. Xalapa. 117 p.
- Gradstein, S. R., N. M. Nadkarni, T. Krömer, I. Holz y N. Nöske. 2003. A protocol for rapid and representative sampling of vascular and non-vascular epiphyte diversity of tropical rain forest. *Selbyana* 24:105-111.
- Gehrig-Downie, C., J. Marquardt, A. Obregón, J. Bendix y S. R. Gradstein. 2012. Diversity and vertical distribution of filmy ferns as a tool for identifying the novel forest type "tropical lowland cloud forest" *Ecotropica* 18:35-44.
- Guevara, S., J. Laborde y R. G. Sánchez. 2005. Los árboles que la selva dejó atrás. *Interciencia* 30:595-601.
- Hernández-Rojas, A. C. 2010. Diversidad de helechos en bosques mesófilos con diferente dominancia arbórea en el centro de Veracruz, México. Tesis, Instituto de Ecología, A. C. Xalapa. 84 p.
- Hietz, P. 2005. Conservation of vascular epiphyte diversity in Mexican coffee plantations. *Conservation Biology* 19:391-399.
- Hietz, P. 2010. Fern adaptations to xeric environments. In *Fern ecology*, K. Mehlreter, L. R. Walker y J. M. Sharpe (eds.). Cambridge University Press, New York. p. 140-176.
- Hietz, P. y U. Hietz-Seifert. 1995. Structure and ecology of epiphyte communities of a cloud forest in central Veracruz, Mexico. *Journal of Vegetation Science* 6:719-728.
- Hietz, P. y O. Briones 1998. Correlation between water relations and within-canopy distribution of epiphytic ferns in a Mexican cloud forest. *Oecologia* 114:305-316.
- Inegi (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática). 2000. Datos vectoriales. Escala 1:1,000,000.
- Kessler, M. 2001a. Pteridophyte species richness in Andean forest in Bolivia. *Biodiversity and Conservation* 10:1473-1495.
- Kessler, M. 2001b. Patterns of diversity and range size of selected plant groups along an elevational transect in the Bolivian Andes. *Biodiversity and Conservation* 10:1897-1921.
- Kessler, M., B. S. Parris y E. Kessler. 2001. A comparison of the tropical montane pteridophyte floras of mount Kinabalu, Borneo, and Parque Nacional Carrasco, Bolivia. *Journal of Biogeography* 28:611-622.
- Kessler, M., J. Kluge, A. Hemp y R. Ohlemüller. 2011. A global comparative analysis of elevational species richness patterns of ferns. *Global Ecology and Biogeography* 20:868-880.
- Kluge, J., M. Kessler y R. Dunn. 2006. What drives elevational patterns of diversity? A test of geometric constraints, climate and species pool effects for pteridophytes on an elevational gradient in Costa Rica. *Global Ecology and Biogeography* 15:358-371.
- Köster, N., K. Friedrich, J. Nieder y W. Barthlott. 2009. Conservation of epiphyte diversity in an Andean landscape transformed by human land use. *Conservation Biology* 23:911-919.
- Kreft, H., W. Jetz, M. Mutke y W. Barthlott. 2010. Contrasting environmental and regional effects on global pteridophyte and seed plant diversity. *Ecography* 33:408-419.
- Krömer T. y S. R. Gradstein. 2003. Species richness of vascular epiphytes in two primary forests and fallows in the Bolivian Andes. *Selbyana* 24:190-195.
- Krömer, T., M. Kessler, S. R. Gradstein y A. Acebey. 2005. Diversity patterns of vascular epiphytes along an elevational gradient in the Andes. *Journal of Biogeography* 32:1799-1809.
- Krömer, T., M. Kessler y S. R. Gradstein. 2007. Vertical stratification of vascular epiphytes in submontane and montane forest of the Bolivian Andes: the importance of the understory. *Plant Ecology* 189:261-278.
- Krömer, T., A. R. Acebey y A. R. Smith. 2013. Taxonomic update, distribution and conservation status of grammitid ferns (Polypodiaceae, Polypodiopsida) in Veracruz State, Mexico. *Phytotaxa* 82:29-44.
- López-Gómez, A. M. y G. Williams-Linera. 2006. Evaluación de métodos no paramétricos para la estimación de riqueza de especies de plantas leñosas en cafetales. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 78:7-15.
- Mehlreter, K. 2008. Helechos. In *Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz: biodiversidad, manejo y conservación*, R. Manson, V. Hernández-Ortiz, S. Gallina y K. Mehlreter (eds.). Instituto de Ecología, A. C./Instituto Nacional de Ecología. Xalapa. p. 83-93.
- Mehlreter, K., A. Flores-Palacios y J. G. García-Franco. 2005. Host preferences of low-trunk vascular epiphytes in a cloud forest of Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 21:651-660.
- Mickel, J. 1979. *Ferns*. The Ridge Press. New York. 256 p.
- Mickel, J. y A. Smith. 2004. *The Pteridophytes of Mexico*. Memoirs of the New York Botanical Gardens. Nueva York. 1054 p.
- Moorhead, L. G., S. M. Philpott y P. Bichier. 2010. Epiphyte

- biodiversity in the coffee agricultural matrix: canopy stratification and distance from forest fragments. *Conservation Biology* 24:737-746.
- Moreno, C. E., G. Castillo-Campos y J. R. Verdú. 2009. Taxonomic diversity as complementary information to assess plant species diversity in secondary vegetation and primary tropical deciduous forest. *Journal of Vegetation Science* 20:935-943.
- Mostacedo, B. y T. S. Friedericksen. 2000. Manual de métodos básicos de muestreo y análisis en ecología vegetal. Bolfor. Bolivia. 87 p.
- Nieder, J., S. Engwald, M. Klawun y W. Barthlott. 2000. Spatial distribution of vascular epiphytes (including hemiepiphytes) in a lowland Amazonian Rain Forest (Surumoni Crane Plot) of Southern Venezuela. *Biotropica* 32:385-396.
- Paciencia, M. L. B. y J. Prado. 2005. Effects of forest fragmentation on pteridophyte diversity in a tropical rain forest in Brazil. *Plant Ecology* 180:87-104.
- Palacio-Prieto, J. L., G. Bocco, A. Velásquez, J. Mas, F. Takaki-Takaki, A. Victoria, L. Luna-González, G. Gómez-Rodríguez, J. López-García, M. J. Palma, I. Trejo-Vázquez, H. A. Peralta, J. Prado-Molina, A. Rodríguez-Aguilar, R. Mayorga-Saucedo y M. F. González. 2000. La condición actual de los recursos forestales en México: resultados del Inventario Forestal Nacional 2000. Boletín del Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México 43:183-203.
- Perry, D. R. 1978. A method of access into the crowns of emergent and canopy trees. *Biotropica* 10:155-157.
- Ponce, M., K. Mehlreter y R. De la Sota. 2002. Análisis biogeográfico de la diversidad pteridofítica en Argentina y Chile continental. *Revista Chilena de Historia Natural* 75:703-717.
- Ponce-Vargas, A., I. Luna-Vega, O. Alcántara-Ayala y C. Ruiz-Jiménez. 2006. Florística del bosque mesófilo de montaña de Monte Grande, Lolotla, Hidalgo, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 77:177-190.
- Romero-Romero, M., S. Castillo, J. Meave y H. Van der Wal. 2000. Análisis florístico de la vegetación secundaria derivada de selva húmeda de montaña de Santa Cruz Tepetotutla (Oaxaca), México. Boletín de la Sociedad Botánica de México 67:89-106.
- Ruiz-Barradas, A., A. Tejeda-Martínez, S. Miranda-Alonso y R. H. Flores-Zamudio. 2010. Climatología. In Atlas del patrimonio natural, histórico y cultural de Veracruz. Tomo I. Patrimonio natural. 2010, G. Benítez-Badillo y C. Welsh (coords.). Comisión del Estado de Veracruz para la Conmemoración de la Independencia Nacional y de la Revolución Mexicana. Xalapa. p. 65-84.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México, D. F. 432 p.
- Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botanica Mexicana* 14:3-21.
- Rzedowski, J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botanica Mexicana* 35:25-44.
- Tejero-Díez, D., A. Torres-Díaz, J. T. Mickel, K. Mehlreter y T. Krömer. 2011. Helechos y licopodios. In La biodiversidad en Veracruz: estudio de estado. Conabio (ed.). Conabio-Gobierno del Estado de Veracruz-Universidad Veracruzana-Instituto de Ecología, A. C. México, D. F. p. 97-115.
- Toledo-Aceves, T., J. A. Meave, M. González-Espinosa y N. Ramírez-Marcial. 2011. Tropical montane cloud forests: current threats and opportunities for their conservation and sustainable management in Mexico. *Journal of Environmental Management* 92:974-981.
- Toledo-Aceves, T., J. G. García-Franco, A. Hernández-Rojas y K. MacMillan. 2012. Recolonization of vascular epiphytes in a shaded coffee agroecosystem. *Applied Vegetation Science* 15:99-107.
- Van Wessenbeck, B. K., T. Van Mourik, J. F. Duivenvoorden y A. M. Cleef. 2003. Strong effects of a plantation with *Pinus patula* on Andean subparamo vegetation: a case study from Colombia. *Biological Conservation* 114:207-218.
- Viccon-Esquivel, J. 2009. Riqueza y composición florística de las epífitas vasculares del bosque mesófilo de montaña de las localidades de Atzalan y Zongolica, Veracruz. Tesis, Facultad de Biología, Universidad Veracruzana. Xalapa. 92 p.
- Villaseñor, J. L. 2010. El bosque húmedo de montaña en México y sus plantas vasculares: catálogo florístico taxonómico. Conabio-UNAM, México, D. F. 40 p.
- Watkins, J. E., C. Cardelus, R. Colwell y R. Moran. 2006. Species richness and distribution of ferns along an elevational gradient in Costa Rica. *American Journal of Botany* 93:73-83.
- Werner, F., J. Homeier y S. R. Gradstein. 2005. Diversity of vascular epiphytes on isolated remnant trees in the montane forest belt of Southern Ecuador. *Ecotropica* 11:21-40.
- Whitmore, T. C., R. Peralta y K. Brown. 1985. Total species count in a Costa Rican tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 1:375-378.
- Williams-Linera, G., V. Sosa y T. Platas. 1995. The fate of epiphytic orchids after fragmentation of a Mexican cloud forest. *Selbyana* 16:36-40.
- Williams-Linera, G., V. Domínguez-Gastelú y M. E. García-Zurita. 1998. Microenvironment and floristics of different edges a fragmented tropical rain forest. *Conservation Biology* 12:1091-1102.
- Williams-Linera, G., M. Palacios-Ríos y R. Hernández-Gómez. 2005. Fern richness, tree species surrogacy, and fragment complementarity in a Mexican tropical montane cloud forest. *Biodiversity and Conservation* 14:119-133.
- Zotz, G. y M. Y. Bader. 2009. Epiphytic plants in a changing world: global change effects on vascular and non-vascular epiphytes. *Progress in Botany* 70:147-170.

Apéndice. Lista florística de las especies de helechos y licofitos encontradas en el bosque mesófilo y ecosistemas transformados por la acción antrópica (BN, bosque natural; AM, acahual maduro; AJ, acahual joven; CA, cafetal bajo sombra; PA, pastizal con árboles remanentes; PI, pinar cultivado en la loma de Santa Rita. Hábito: T= terrestre; E= epífito, E. La frecuencia se refiere al número de parcelas donde la especie fue registrada.

	Hábito	Frecuencia					
		BN	AM	AJ	CA	PA	PI
Aspleniaceae							
<i>Asplenium abscissum</i> Willd.	T	4	0	0	2	0	0
<i>Asplenium achilleifolium</i> (M. Martens y Galeotti) Liebm.	T	8	3	0	0	0	0
<i>Asplenium auriculatum</i> Sw.	T y E	2	1	1	2	0	0
<i>Asplenium cuspidatum</i> Lam.	E	3	0	0	0	0	0
<i>Asplenium harpeodes</i> Kunze	E	3	0	0	0	0	0
<i>Asplenium miradorensis</i> Liebm.	T	11	12	4	6	0	0
<i>Asplenium monanthes</i> L.	T	2	0	0	2	0	0
<i>Asplenium pumilum</i> Sw.	T	0	0	0	4	0	0
Athyriaceae							
<i>Diplazium donnell-smithii</i> Christ	T	3	10	2	2	0	0
<i>Diplazium drepanolobium</i> A.R. Sm.	T	3	0	1	0	0	0
<i>Diplazium striatum</i> (L.) C. Presl	T	0	0	0	2	0	0
<i>Diplazium ternatum</i> Liebm.	T	3	6	3	0	3	1
Blechnaceae							
<i>Blechnum appendiculatum</i> Willd.	T	6	0	5	9	1	2
<i>Blechnum occidentale</i> L.	T	5	2	0	11	5	0
<i>Blechnum schiedeianum</i> (Schltdl. ex C. Presl)	T	0	8	4	0	4	5
Hieron.							
<i>Blechnum wardiae</i> Mickel y Beitel	T	0	6	2	0	1	0
<i>Woodwardia martinezii</i> Maxon ex Weath.	T	0	0	0	0	1	0
<i>Woodwardia semicordata</i> Mickel y Beitel	T	0	0	0	0	2	3
Cyatheaaceae							
<i>Alsophila firma</i> (Baker) D.S. Conant	T	5	9	2	0	0	0
<i>Cyathea divergens</i> var. <i>tuerckheimii</i> (Maxon) R. M. Tryon	T	2	5	0	0	0	0
Dennstaedtiaceae							
<i>Dennstaedtia bipinnata</i> (Cav.) Maxon	T	3	0	0	3	0	0
<i>Hypolepis repens</i> (L.) C. Presl	T	0	2	6	0	0	5
<i>Pteridium caudatum</i> (L.) Maxon	T	0	1	3	0	2	0
<i>Pteridium aquilinum</i> var. <i>feeii</i> (W. Schaffn. ex Fée) Maxon	T	0	0	3	0	0	0
<i>Pteridium arachnoideum</i> (Kaulf.) Maxon	T	0	0	0	0	0	5
Dicksoniaceae							
<i>Dicksonia sellowiana</i> Hook.	T	1	0	0	0	0	0
<i>Lophosoria quadripinnata</i> (J.F. Gmel.) C. Chr.	T	0	10	8	7	9	10
Dryopteridaceae							
<i>Arachniodes denticulata</i> (Sw.) Ching	T	0	5	5	0	1	0
<i>Ctenitis equestris</i> (Kunze) Ching	T	0	2	0	0	0	0
<i>Ctenitis hemsleyana</i> (Baker) Copel.	T	5	3	3	0	0	0
<i>Ctenitis melanosticta</i> (Kunze) Copel.	T	4	0	0	4	0	0
<i>Elaphoglossum erinaceum</i> (Fée) T. Moore	E	4	0	1	0	0	0
<i>Elaphoglossum sartorii</i> (Liebm.) Mickel	E	5	7	2	0	1	0
<i>Elaphoglossum vestitum</i> (Schltdl. y Cham.) T. Moore	E	3	2	0	0	0	0
<i>Elaphoglossum</i> sp.	E	1	0	0	0	0	0
<i>Phanerophlebia gastonyi</i> Yatsk.	T	3	2	0	0	0	0
<i>Phanerophlebia nobilis</i> (Schltdl. y Cham.) C. Presl	T	6	0	0	0	0	0
<i>Phanerophlebia remotispora</i> E. Fourn.	T	2	1	0	0	0	0
<i>Polystichum distans</i> E. Fourn.	T	0	0	4	0	2	3

<i>Polystichum hartwegii</i> (Klotzsch) Hieron.	T	2	0	0	0	0	1
<i>Polystichum mickelii</i> A. R. Sm.	T	0	6	0	0	0	0
Gleicheniaceae							
<i>Sticherus palmatus</i> (W. Schaffn. ex E. Fourn.) Copel.	T	0	0	2	0	1	1
Hymenophyllaceae							
<i>Polyphebiium capillaceum</i> (L.) Ebihara y Dubuisson	E	2	0	0	0	0	0
<i>Vandenboschia radicans</i> (Sw.) Copel.	E	2	5	1	0	0	0
Lycopodiaceae							
<i>Huperzia taxifolia</i> (Sw.) Trevis.	T	5	4	0	3	0	0
<i>Lycopodium clavatum</i> L.	T	0	0	0	0	0	7
<i>Lycopodium thyoides</i> Humb. y Bonpl. ex Willd.	T	0	0	0	0	0	2
Marattiaceae							
<i>Marattia laxa</i> Kunze	T	2	6	0	0	0	0
Ophiglossaceae							
<i>Botrychium decompositum</i> M. Martens y Galeotti	T	0	0	0	0	2	0
Polypodiaceae							
<i>Campyloneurum angustifolium</i> (Sw.) Fée	E	5	3	2	0	0	0
<i>Campyloneurum xalapense</i> Fée	E	7	2	0	0	0	0
<i>Pecluma sursumcurrens</i> (Copel.) M.G. Price	E	10	7	5	10	2	0
<i>Phlebodium pseudoaureum</i> (Cav.) Lellinger	E	12	11	6	10	7	3
<i>Pleopeltis crassinervata</i> (Fée) T. Moore	E	9	12	11	9	10	0
<i>Pleopeltis fallax</i> (Schltdl. y Cham.) Mickel y Beitel	E	2	0	0	6	0	0
<i>Pleopeltis polypodioides</i> (L.) E.G. Andrews y Windham	E	3	2	2	3	0	0
<i>Polypodium collinsii</i> Maxon	E	7	8	6	5	7	2
<i>Polypodium conterminans</i> Liebm.	T y E	3	4	2	2	1	0
<i>Polypodium eatonii</i> Baker	E	7	3	0	1	0	0
<i>Polypodium liebmannii</i> C. Chr.	E	0	0	5	0	0	0
<i>Polypodium plebeium</i> Schltdl. y Cham.	E	12	11	9	6	5	0
<i>Polypodium rhodopleuron</i> Kunze	E	2	3	4	0	0	0
<i>Polypodium villagranii</i> Copel.	E	1	0	0	1	0	0
Psilotaceae							
<i>Psilotum complanatum</i> Sw.	E	1	3	1	0	0	0
Pteridaceae							
<i>Hemionitis palmata</i> L.	T	0	0	0	3	0	0
<i>Mildella intramarginalis</i> (Kaulf. ex Link) Trevis.	T	0	0	5	0	0	0
<i>Pteris orizabae</i> M. Martens y Galeotti	T	11	7	4	0	0	0
<i>Pteris quadriaurita</i> Retz.	T	0	0	1	1	0	0
<i>Scoliosorus ensiformis</i> (Hook.) T. Moore	E	2	0	0	0	0	0
<i>Vittaria graminifolia</i> Kaulf.	E	3	0	0	2	0	0
Selaginellaceae							
<i>Selaginella hoffmannii</i> Hieron.	T	1	2	0	0	0	0
<i>Selaginella galeottii</i> Spring	T	9	2	0	0	0	0
<i>Selaginella martensii</i> Spring	T	5	2	2	7	5	0
<i>Selaginella</i> sp.	T	1	0	0	0	0	0
Tectariaceae							
<i>Tectaria heracleifolia</i> (Willd.) Underw.	T	2	0	0	1	0	0
Thelypteridaceae							
<i>Thelypteris linkiana</i> (C. Presl) R. M. Tryon	T	0	0	3	0	0	0
<i>Thelypteris concinna</i> (Willd.) Ching	T	0	0	0	9	0	0
<i>Thelypteris oligocarpa</i> (Humb. y Bonpl. ex Willd.) Ching	T	0	3	0	2	6	8
<i>Thelypteris pilosohispida</i> (Hook.) Alston	T	0	2	0	0	7	7
<i>Thelypteris</i> sp. 1	T	0	1	0	0	0	0
<i>Thelypteris</i> sp. 2	T	0	0	2	0	0	0



Análisis histórico de los gasterópodos de la laguna arrecifal de Isla Verde, Veracruz, México

Historic analysis of gastropods in the reef lagoon of Isla Verde, Veracruz, México

Luis Gabriel Aguilar-Estrada¹✉, Deneb Ortigosa^{1, 2}, Brian Urbano¹ y Martha Reguero³

¹Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-399, 04510 México, D. F., México.

²Departamento de Biología, Facultad de Ciencias del Mar y Ambientales, Universidad de Cádiz. Polígono del Río San Pedro s/n, Apartado 40, 11510 Puerto Real, Cádiz, España.

³Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-305, 04510 México, D. F., México.

✉lg.aguilarestrada@gmail.com

Resumen. Se analizó la estructura comunitaria de los gasterópodos de la laguna arrecifal de Isla Verde, Veracruz en las épocas de nortes, secas y lluvias. El análisis comunitario se sustentó en 4 muestreos: octubre de 2009, abril, agosto y diciembre de 2010. El valor más alto del índice de Shannon fue 2.422 bit/ind, el coral muerto tuvo la mayor abundancia, 472 individuos, y la temporada del año con mayor riqueza, 27 especies, fue la de nortes de diciembre de 2010. La totalidad de registros para esta localidad fue de 111 especies de gasterópodos. Los muestreos realizados incrementaron la riqueza específica en 50%, encontrando una comunidad compuesta por un total de 48 especies, de las cuales 18 tuvieron representantes vivos. El análisis histórico se llevó a cabo con base en revisiones de los ejemplares del área depositados en colecciones científicas nacionales, así como en los registros de especies referidas en la bibliografía. Al contrastar los muestreos con el análisis histórico, se observó localmente una disminución crítica en el número de especies de tallas grandes y con valor ornamental, lo cual pone de manifiesto la urgencia de que se concrete e implemente un plan de manejo para la zona.

Palabras clave: estructura comunitaria, disminución local de especies, PNSAV.

Abstract. The community structure of the class Gastropoda in the reef lagoon of Isla Verde, Veracruz, was analyzed in 3 seasons: windy, dry and rainy. The community analysis of gastropods was based on 4 field trips conducted in October 2009, April, August and December 2010. The highest value of Shannon index was 2.422 bit/ind, the most abundant, 472 specimens, bottom was dead coral and the richest, 27 species, season was rainy season of 2010. The total number of records for this location was 111 species of gastropods. With the samplings carried out, the species richness increased 50%, finding a community with a total of 48 species, of which 18 were living representatives. The historical analysis was conducted based on a review of the area specimens deposited in national scientific collections, as well as records of species reported in the literature. Contrasting sampling with historical analysis, we observed a decrease locally critical in the number of species of large sizes and ornamental value, which reflects the urgency to realize and implement a management plan in the area.

Key words: community structure, local decrease of species, PNSAV.

Introducción

El Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (PNSAV) fue decretado bajo esta categoría el 24 de agosto de 1992 y actualmente cuenta con una superficie de 65 516 ha, equivalente al 25% más de la superficie original (Semarnat, 2012) y es considerado como el área arrecifal más extensa del golfo de México (Semarnat, 2011). El PNSAV limita al norte con el Sistema Lobos-Tuxpan y al

sureste con el complejo arrecifal de Campeche y Yucatán (Vargas-Hernández et al., 1993). Está constituido por un complejo de 28 formaciones arrecifales (DOF, 2012), divididas en 2 grupos por la desembocadura del río Jamapa (Salas-Pérez et al., 2008): el grupo norte frente al puerto de Veracruz y el grupo sur frente a la población de Antón Lizardo (Jones et al., 2008). El PNSAV está formado por restos calcáreos de origen biológico, principalmente de corales madrepóricos, moluscos y algas verdes y rojas (Vargas-Hernández et al., 1993).

El arrecife Isla Verde se ubica en el grupo norte del Parque y cuenta con una porción emergida conocida como

Recibido: 03 octubre 2012; aceptado: 24 julio 2013

Isla Verde, visible desde el puerto de Veracruz. Tiene una laguna arrecifal con una superficie de 55 ha; los sustratos predominantes son arena, pasto marino, algas, coral muerto y vivo, entre cuyas especies destacan: *Diploria clivosa* (Ellis y Solander, 1786), *Diploria strigosa* (Dana, 1846), *Siderastrea radians* (Pallas, 1766), *Porites astreoides* Lamarck, 1816 y *Porites porites* (Pallas, 1766) (Carricart-Ganivet y Horta-Puga, 1993), y menos del 3% restante se atribuye a invertebrados como erizos, poliquetos, anémonas y esponjas (Tello, 2000).

Se tiene conocimiento de 35 trabajos sobre moluscos para el PNSAV, de los cuales, aproximadamente una tercera parte se han realizado en Isla Verde, siendo los principales temas la generación y recopilación de inventarios faunísticos (Pérez, 1973; Castro et al., 1989; Quintana y Molina, 1991; Rosado y García, 1991; Pérez-Rodríguez, 1997; Zamora-Silva y Naranjo-García, 2008; Zamora-Silva y Ortigosa, 2012), ecología (Puig, 1983) y como indicadores de contaminación (Juárez, 2000; Dorantes, 2010), entre otros.

En el golfo de México los análisis comunitarios de moluscos de sistemas arrecifales son escasos, a pesar de que los arrecifes de coral se consideran los ecosistemas con mayor riqueza en el planeta (Roberts et al., 2002), siendo el hábitat y refugio de distintos tipos de fauna, donde están incluidos los moluscos (Vargas-Hernández et al., 1993). Para el caso de los moluscos, los valores de diversidad reportados para el área varían entre 0.012 (Puig, 1983) y 2.78 (Ortigosa, 2005). Al igual que otros grupos de moluscos, la comunidad de gasterópodos es importante por su valor económico, comercial y cultural (Wye, 1991; Díaz y Puyana, 1994), así como por su papel ecológico en la regulación de las poblaciones marinas (Aguilera y Navarrete, 2007; Guerry et al., 2009). En los ambientes marinos existen conjuntos de organismos que forman comunidades que se componen de poblaciones mixtas que viven dentro de un espacio continuo (Margalef,

2005), las cuales poseen propiedades como composición o riqueza de especies, abundancia, diversidad, dominancia (Odum, 1985) y que junto con las características de los individuos y sus interacciones, construyen la estructura de la comunidad (Begon et al., 2006). El objetivo del presente trabajo es contribuir al conocimiento de la estructura comunitaria de los gasterópodos de la laguna arrecifal de Isla Verde, Veracruz, en 3 épocas del año; nortes, secas y lluvias; incrementando el conocimiento sobre la riqueza de especies en el área mediante la consulta de material registrado en colecciones científicas nacionales y fuentes bibliográficas consideradas como literatura gris, tesis y reportes de campo.

Materiales y métodos

Se realizaron 4 muestreos en la laguna arrecifal de Isla Verde (Fig. 1), durante los meses de octubre de 2009 a diciembre 2010, época de nortes, abril de 2010, época de secas, y agosto de 2010, época de lluvias (Day et al., 2005). La recolección de gasterópodos se realizó de forma manual; permiso tramitado por el Dr. Jorge L. Hernández-Aguilera Estudio y Conservación de la Naturaleza, A. C. (Econatura); mediante buceo libre, siguiendo un muestreo aleatorio estratificado, dado que la muestra se dividió en grupos con base en el tipo de sustrato del que fue recolectada. Para determinar los puntos de muestreo se trazó un derrotero con dirección y longitud usando una tabla de números aleatorios; la dirección se obtuvo con una brújula (Bakus, 2007), tomando como punto de referencia e inicio del derrotero la punta norte de Isla Verde. La unidad de muestreo fue un área circular de 1 m² (diámetro= 112 cm) cubriendo un área total de 105 m dentro de la laguna arrecifal; esta medida se calculó a partir de un muestreo prospectivo realizado en marzo de 2009, donde se determinó que la cantidad mínima de unidades a realizar por salida era 30 m², considerando el tipo de muestreo elegido (Bakus, 2007).

Para cada unidad de muestreo se consideró como sustrato predominante al tipo de sustrato presente con una cobertura mayor al 70% del área. En cada unidad de muestreo se registraron datos de profundidad (flexómetro marca Truper TP-50ME de 50 m, precisión de +/- 1 mm), temperatura (termómetro de inmersión marca Widder, precisión de +/- 0.02 grados), salinidad (refractómetro marca ATAGO S/Mil-E, precisión de +/- 1 ppm) y pH (potenciómetro marca CORNING pH/ion meter 450, precisión de +/- 0.001 concentración de iones de hidrógeno).

El material observado se identificó utilizando literatura especializada (e. g., Abbott, 1974; Redfern, 2001) y para el arreglo sistemático se utilizó Skoglund (2002) y Rosenberg

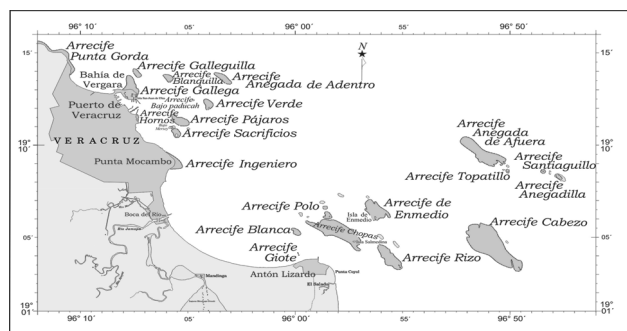


Figura 1. Ubicación del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano.

(2009). El material recolectado se preservó en etanol al 70% y se depositó en la Colección Malacológica “Dr. Antonio García-Cubas” (COMA) del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (ICMyL) de la UNAM.

Los índices de Shannon (H') y de diversidad máxima ($H'_{\text{máx}}$) se calcularon utilizando sólo los ejemplares vivos, ya que éstos representan a los miembros de la comunidad en el momento del muestreo, H' expresado en bits/ind (Magurran, 2004). Para calcular la abundancia y riqueza de especies, así como los índices de Pielou (J'), Simpson (D) (Moreno, 2001) y el índice de asociación de Margalef (Margalef, 1993) se utilizó la totalidad de ejemplares: vivos, muertos y conchas con cangrejos ermitaños; ya que de acuerdo con Kidwell (2001; 2008) no existe diferencia en la estimación de la riqueza de especies al utilizar organismos vivos e individuos muertos, conchas vacías y conchas con cangrejos ermitaños. Estos índices permiten hacer comparaciones cuantitativas y cualitativas entre diferentes estudios o zonas, ya que desde hace décadas se han utilizado como referente mínimo para describir la estructura comunitaria de una zona. El índice de Bray-Curtis se utilizó para relacionar los valores de riqueza con respecto a las épocas del año (Bray y Curtis, 1957), sólo para organismos vivos.

Para poder efectuar estadística paramétrica, se realizó la transformación de los datos de abundancia y riqueza obteniendo el logaritmo del valor más 1 de cada una de las respectivas unidades de muestra (Zar, 2010), y se comprobó la normalidad de los datos mediante la prueba de W Shapiro-Wilk utilizando el programa JMP 5. Se hicieron 2 análisis de varianza (ANDEVA) para evaluar la relación entre las épocas del año y el sustrato (tratamientos), con la abundancia o riqueza de especies (variables). Se efectuaron correlaciones lineales simples para determinar si existía relación entre la abundancia o la riqueza de especies con los parámetros ambientales registrados; profundidad, temperatura, salinidad y pH.

Se compararon los índices de Shannon mediante una prueba de t de student modificada por Hutchinson (Zar, 1999), para conocer el efecto de la inclusión de ejemplares muertos sobre los valores de este índice. Para evaluar la efectividad del método de muestreo y realizar un análisis de la diversidad más completo, se comparó el trabajo de campo realizado con la riqueza documentada en las siguientes fuentes de información, análisis histórico: a) revisión de las especies registradas para la zona de estudio en literatura especializada para moluscos, incluyendo “literatura gris”; b) revisión de la Colección Nacional de Moluscos (CNMO) del Instituto de Biología (IBUNAM), la Colección Malacológica “María Guadalupe López Magallón” de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional (ENCB-IPN) y la

Colección Malacológica “Dr. Antonio García-Cubas” (COMA) del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (ICMyL) de la UNAM. Con la información obtenida se realizó una matriz de presencia-ausencia, a partir de la cual se elaboró una curva de acumulación de especies histórica para evaluar el estado del conocimiento de la riqueza malacológica de la laguna arrecifal de Isla Verde. Esta curva se elaboró considerando todos los nuevos registros por año de las fuentes consultadas, se eligió este modo de representación gráfica, ya que no todos los estudios de la zona ofrecen los datos de abundancia.

Resultados

En los muestreos, incluyendo el muestreo prospectivo, se observaron 1 086 ejemplares que correspondieron a 48 especies de gasterópodos. Las familias con mayor riqueza específica fueron Muricidae (5 especies), Cerithiidae, Fissurellidae y Ranellidae (4 especies cada una). De las especies encontradas, las más abundantes fueron *Cerithium litteratum* (Born, 1778), *Lithopoma tectum* (Lighfoot, 1786) y *Modulus modulus* (Linnaeus, 1758), con 518, 136 y 89 individuos cada una, representando en conjunto el 68.42% de la muestra. Se encontraron 15 especies como nuevos registros para el arrecife, incluida *Diala albugo* (Kelvin Barwick, California State University, Fullerton, com. pers. 2012; en espera de certificación por F. Moretzsohn, Texas A&M University) como especie exótica (Cuadro 5). De los ejemplares observados, 80% fueron conchas vacías, 15% organismos vivos y 5% conchas con cangrejos ermitaños. El porcentaje de superficie ocupada por los diferentes sustratos que se muestrearon en la laguna arrecifal fueron: coral muerto (38%), pasto marino (31%), algas (13%), arena (12%) y coral vivo (6%) (Cuadro 1).

El índice de Shannon mostró que los valores de diversidad para las diferentes épocas del año variaron entre 0.986 y 2.692 bits/ind. para organismos vivos, y que la época de nortes de diciembre de 2010 fue la más diversa con 3.468 para la totalidad de la muestra, vivos y muertos. El índice de dominancia de Simpson más alto fue de 0.30 para la temporada de lluvias de agosto de 2010; mientras que el índice de asociación de Margalef mostró que *C. litteratum* fue la especie dominante, con una probabilidad de 0.26 de ser recolectada, y el índice de equidad de Pielou fue de 0.763 (Cuadro 2).

Con el índice de similitud de Bray-Curtis se obtuvo un dendrograma que mostró 2 grupos, uno formado por las épocas de nortes (octubre de 2009 y diciembre de 2010) con una similitud de 44%, y otro grupo formado por las épocas de secas y lluvias (abril y agosto de 2010), con un valor de similitud de 45% (Fig. 2). Se registró una variación de 43 cm en la profundidad promedio a lo largo

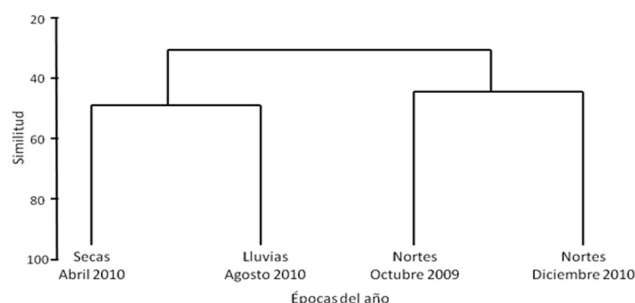


Figura 2. Análisis de agrupamiento entre la riqueza de especies y las épocas del año.

del ciclo de muestreo. La temperatura más baja fue de 21 y la más alta registrada fue de 36° C. La salinidad registrada varió de 30 a 36 ppm, mientras que el pH tuvo una variación de 7.37 a 8.7 (Cuadro 3). Tras la transformación de los datos se comprobó que éstos se ajustaban a una distribución normal ($W = 0.558141$, $p < 0.00001$); los ANDEVA mostraron diferencias significativas para la riqueza de especies y los parámetros ambientales, así como diferencias significativas de todos los parámetros ambientales (profundidad, temperatura, salinidad y pH) entre las épocas del año (Cuadro 4).

A partir de la revisión bibliográfica y de las colecciones científicas consultadas, se encontró un total de 96 especies registradas de gasterópodos, que sumadas a las obtenidas durante los muestreos realizados en el presente estudio, constituyen un total de 111 especies para la laguna arrecifal de Isla Verde (Cuadro 5). La estimación estadística de la diversidad mostró que la laguna arrecifal de Isla Verde no está totalmente estudiada, como lo corrobora la curva de acumulación de especies, que no presentó la tendencia a ser asintótica (Fig. 3).

Discusión

La riqueza de especies obtenida con la metodología de campo utilizada, corresponde al 50% de gasterópodos reportados hasta el 2012 en el arrecife Isla Verde. Las familias registradas durante los muestreos corresponden a las mencionadas por otros autores (Vicencio-De la Cruz y González, 2006; Domínguez et al., 2007; Rosenberg et al., 2009), con excepción de Dialidae que solamente se había reportado en el Indopacífico (Ponder y De Keyser, 1992; *vide infra*). El análisis de las 3 fuentes de información, revisión bibliográfica, consultas de colecciones científicas y muestreos, indicó que ninguna de éstas por sí sola incluye toda la riqueza existente en Isla Verde. La estrategia mediante la cual se obtuvo el mayor número de especies fue la revisión de colecciones, siendo la colección de la ENCB-

IPN la que posee el valor más alto para la zona de estudio con 53 especies; la segunda mejor estrategia fue el muestreo directo, que aportó 48 especies. Desafortunadamente, en ambos casos se registraron ejemplares que sólo pudieron ser identificados a nivel genérico (e. g., *Calliostoma* sp., *Cypraea* sp., *Diodora* sp. y *Mitra* sp.), debido a que el material estaba muy desgastado, lo que introduce un sesgo en la estimación de la diversidad biológica.

El muestreo realizado para este trabajo representa la descripción más detallada realizada sobre la estructura comunitaria de gasterópodos para la zona de Isla Verde. Es importante destacar que aun cuando se abarcó un área considerable y se incluyeron diferentes sustratos, no se encontraron especies de tallas “grandes” (> 7 cm) como: *Charonia variegata* (Lamarck, 1816), *Eustrombus gigas* (Linnaeus, 1758), *Fasciolaria tulipa* (Linnaeus, 1758), *Lobatus raninus* (Gmelin, 1791), *Macrocypaea cervus* (Linnaeus, 1771), *Macrocypaea zebra* (Linnaeus, 1758) y *Strombus pugilis* Linnaeus, 1758, registradas previamente para la laguna (Puig, 1983; Castro et al., 1989; Rosado y García, 1991; Cao, 2011). Esto puede deberse a la proximidad entre el arrecife y la costa, menos de 6 km, que lo vuelve susceptible al impacto antropogénico derivado de la liberación de aguas residuales, actividades industriales y agrícolas (Gutiérrez-Ruiz et al., 2011), tráfico marítimo, contaminación por sustancias asociadas al mantenimiento de los barcos, extracción de especies para uso ornamental y actividades de docencia e investigación. La sinergia de estos impactos podría estar provocando una serie de disminuciones en el número de especies a nivel local (Cintra et al., 1998); por ejemplo, la reducción en las poblaciones de *E. gigas*, especie que no ha sido observada en los últimos 15 años dentro del PNSAV (Felipe de Jesús Cruz-López, profesor de asignatura A, FES Iztacala, com. pers. 2012). Pese a que este tipo de especies no han sido recolectadas, el muestreo indica que no se han alcanzado a registrar todas las especies que pueden estar dentro de la laguna arrecifal de Isla Verde (Fig. 3), por lo que es necesario realizar muestreos exhaustivos para corroborar la disminución local de especies de alto valor ornamental. Cabe destacar que las 3 estrategias utilizadas estuvieron enfocadas en los macromoluscos, lo cual representa un sesgo en términos de riqueza y diversidad, ya que los micromoluscos suelen ser más abundantes y diversos que los primeros (Vicencio-De la Cruz y González, 2006). Sin embargo, la curva de acumulación de especies puede tomarse con reserva, ya que hasta el momento, todos los trabajos realizados se han enfocado únicamente a macromoluscos y las especies de micromoluscos registradas corresponden a observaciones casuales más que a muestreos dirigidos.

El tráfico marítimo puede ocasionar la introducción de especies exóticas, ya sea en la superficie o en aguas

Cuadro 1. Especies de gasterópodos totales, vivos y muertos, para el ciclo de muestreo anual en la laguna arrecifal de Isla Verde, con sus abundancias para cada época del año y tipo de sustrato

Especies	Épocas del año			Sustratos					
	Nortes 2009	Secas 2010	Lluvias 2010	Nortes 2010	Pasto marino	Alga	Coral vivo	Coral muerto	Arena
<i>Cerithium litteratum</i> (Born, 1778)	342	55	70	51	39	173	55	246	6
<i>Lithopoma tectum</i> (Lighfoot, 1786)	31	25	67	13	23	36	9	61	7
<i>Modulus modiolus</i> (Linnaeus, 1758)	22	5	7	55	51	3	0	32	3
<i>Bulla occidentalis</i> A. Adams, 1850	12	7	2	19	28	2	0	4	6
<i>Trachypollia nodulosa</i> (C. B. Adams, 1845)	13	21	1	0	0	6	8	21	0
<i>Cerithium eburneum</i> Bruguière, 1792	15	4	6	6	2	7	4	18	0
<i>Polinices lacteus</i> (Guilding, 1834)	4	0	2	14	4	2	1	7	5
<i>Diodora</i> sp. 1	0	0	0	16	0	8	0	8	0
<i>Cerithium lutosum</i> Menke, 1828	0	6	0	9	0	0	0	15	0
<i>Diodora cayenensis</i> (Lamarck, 1822)	0	2	10	2	4	1	0	6	3
<i>Stramonita haemastoma floridana</i> (Linnaeus, 1767)	0	11	1	2	0	2	0	12	0
<i>Columbella mercatoria</i> (Linnaeus, 1758)	8	1	1	0	1	1	4	4	0
<i>Cerithium</i> sp. 1	6	0	1	1	4	1	2	1	0
<i>Cymatium nicobaricum</i> (Röding, 1798)	1	4	0	2	1	1	0	3	2
<i>Conus mus</i> Hwass, 1792	1	1	1	3	0	1	1	3	1
<i>Lottia leucopleura</i> (Gmelin, 1791)	0	1	1	3	0	1	0	3	1
<i>Mitrella ocellata</i> (Gmelin, 1791)	0	5	0	0	0	0	0	5	0
<i>Tegula fasciata</i> (Born, 1778)	1	1	2	1	1	1	0	2	1
<i>Lobatus raninus</i> (Gmelin, 1791)	1	0	0	4	2	0	0	2	1
<i>Nassarius albus</i> (Say, 1826)	0	0	1	3	3	0	0	1	0
<i>Aplysia dactylomela</i> Rang, 1828	1	0	0	2	1	0	0	0	2
<i>Strictispira solida</i> (C. B. Adams, 1850)	0	3	0	0	0	0	0	3	0
<i>Engina</i> sp.1	2	1	0	0	0	0	2	1	0
<i>Angiola lineata</i> (Da Costa, 1778)	0	0	0	2	0	0	0	2	0
<i>Strombus</i> sp. 1	0	0	0	2	1	0	0	1	0
<i>Tectura antillarum</i> (Sowerby, 1834)	0	2	0	0	0	0	0	2	0
<i>Nerita fulgurans</i> Gmelin, 1791	0	1	0	1	0	0	0	2	0
<i>Strombus alatus</i> Gmelin, 1791	1	0	0	1	1	0	0	1	0
<i>Nerita tessellata</i> Gmelin, 1791	0	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Polinices</i> sp.1	0	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Mancinella deltoidea</i> (Lamarck, 1822)	1	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Tegula</i> sp. 1	0	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Urosalpinx perrugata</i> (Conrad, 1846)	0	0	1	0	0	0	0	1	0
<i>Diala albugo</i> (Watson, 1886)	0	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Elysia crispata</i> Mörch, 1863	0	0	1	0	0	0	0	1	0
<i>Favartia cellulosa</i> (Conrad, 1846)	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Lottia jamaicensis</i> (Gmelin, 1791)	0	0	0	1	0	0	0	1	0
<i>Cymatium martinianum</i> (D'Orbigny, 1847)	0	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>Cymatium muricinum</i> (Röding, 1798)	0	0	1	0	0	1	0	0	0
<i>Diodora dysoni</i> (Reeve, 1850)	0	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Diodora viridula</i> (Lamarck, 1822)	0	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Cymatium</i> sp. 1	0	0	1	0	0	0	0	1	0
Total	462	160	177	217	168	248	87	472	41

de lastre de los barcos provenientes del Pacífico, como *D. albugo* (Watson, 1886), que se distribuye en el Indopacífico (Ponder y De Keyser, 1992) y fue recolectada durante los muestreos. Aunque durante los muestreos realizados para el presente trabajo sólo se encontró un organismo,

en otros muestreos se han registrado más individuos. La introducción de especies es un fenómeno recurrente en el mundo, tal es el caso de *Perna viridis* (Linnaeus, 1758) que habita el Indopacífico y que llegó a costas mexicanas mediante el agua de lastre de los barcos (Okolodkov et

Cuadro 2. Valores calculados para los índices comunitarios utilizados

Índice	Tipo de ejemplares		Épocas			
	Vivos y muertos	Vivos	Nortes 2009	Secas 2010	Lluvias 2010	Nortes 2010
H'	2.857	2.422	1.644	3.275	2.327	3.468
$H_{\text{máx}}$	3.737	2.890	2.833	3.135	2.944	3.295
J'	0.763	0.838	0.580	0.957	0.790	0.950
D	0.29	0.341	0.557	0.172	0.306	0.144

Cuadro 3. Valores promedio de los parámetros ambientales

	Profundidad (cm)	Temperatura (° C)	Salinidad (ppm)	pH (log [H ⁺])
Nortes Octubre 2009	52.40	31.96	33.96	8.11
Secas Abril 2010	66.90	26.35	36.00	8.22
Lluvias Agosto 2010	95.50	30.86	32.03	8.11
Nortes Diciembre 2010	86.26	22.26	35.33	8.20

Cuadro 4. Andevas calculados para los diferentes tratamientos utilizados

	Riqueza de especies		
	F	Grados de libertad	Significancia
Épocas del año	3.19	79	$p < 0.05$
	<i>Parámetros ambientales</i>		
Épocas del año	F	Grados de libertad	Significancia
Nortes-Diciembre 2009	9.89	79	$p < 0.0001$
Secas-Abril /2010	129.69	79	$p < 0.0001$
Lluvias-Agosto/2010	86.85	79	$p < 0.0001$
Nortes-Diciembre/ 2010	73.36	79	$p < 0.0001$

al., 2007). La presencia de *D. albugo* podría afectar a otras especies de gasterópodos debido a la competencia por alimento y espacio o por la transferencia de patógenos (Aguirre et al., 2009). Éstas son algunas de las razones por las que las especies exóticas deben ser monitoreadas, pues la presencia de *D. albugo* no exime que se encuentren otras especies exóticas dentro del arrecife, o incluso dentro de algún área del PNSAV.

Tomando como base el trabajo de Moretzsohn et al. (2009) y Rosenberg et al. (2009), para la zona del golfo de México el valor de riqueza para la clase Gastropoda es de 1 742 especies; en nuestro trabajo tenemos registro de 111 especies miembros de esta clase, lo que representa el 6.3% de las especies conocidas para la zona. En la zona norte aledaña al PNSAV se han registrado 76 especies, según Vicencio-De la Cruz y González (2006), para los fondos blandos de Isla Lobos de un total de 171 especies registradas, cabe destacar que las muestras obtenidas son de sedimento, desafortunadamente en este trabajo como en otros no se puede realizar una comparación de la diversidad debido a que no se registran los valores de riqueza. Es

importante hacer notar que uno de los sesgos que podrían impedir que nuestra curva de acumulación de especies se vuelva asintótica es el no haber incluido un muestreo de fondos blandos, ya que se ha visto que es un sustrato de muy alta riqueza (e. g., las 12 especies de piramidélidos reportados por Vicencio-De la Cruz y González, 2006).

Comparado con la zona sur del golfo de México, para el grupo de los opistobranquios se han registrado altos valores de riqueza por Ortigosa et al. (2013) con 51 especies de 83 registros para el Banco de Campeche; el muestreo realizado por estos autores reunía características especiales, puesto que estaba dirigido a este grupo, cabe resaltar que el alto valor de riqueza está relacionado con un esfuerzo de muestreo mayor. Por esta razón, nuestro trabajo presenta un sesgo importante, aunque se reportan 111 especies de gasterópodos, sólo se tiene registro de las especies de opistobranquios como: *A. dactylomela*, *B. occidentalis* y *E. crispata*, debido a que los muestreos no estuvieron dirigidos a este grupo y sólo se realizaron los muestreos en la planicie arrecifal con buceo libre y no con buceo autónomo como en el trabajo de Ortigosa et

Cuadro 5. Registro histórico de las especies de gasterópodos para Isla Verde, PNSAV, ordenadas taxonómicamente. Fuente: 1. Pérez (1973); 2. Puig (1983); 3. Castro et al. (1989); 4. Quintana (1991); 5. Rosado y García (1991); 6. Juárez (2000); 7. Tovar et al. (2000); 8. Zamora-Silva y Naranjo-García (2008); 9. Dorantes (2010); 10. CNMO-IBUNAM (2011); 11. COMA-ICML (2011); 12. ENCB-IPN (2011); 13. Zamora-Silva y Ortigosa (2012) y 14. presente trabajo

Especie registrada	Fuente	Especie registrada	Fuente
Lottia jamaicensis (Gmelin, 1791)	14	<i>Cymatium labiosum</i> (W. Wood, 1828)	5,12,14
<i>Lottia leucopleura</i> (Gmelin, 1791)	12,14	<i>Cymatium nicobaricum</i> (Röding, 1798)	12,14
Tectura antillarum (Sowerby, 1834)	14	Cymatium martinianum (d'Orbigny, 1847)	14
<i>Diodora</i> sp. 1	14	<i>Cymatium muricinum</i> (Röding, 1798)	12,14
<i>Diodora cayenensis</i> (Lamarck, 1822)	1,2,3,5,12,14	<i>Charonia variegata</i> (Lamarck, 1816)	2,3
<i>Diodora dysoni</i> (Reeve, 1850)	3,14	<i>Epitonium angulatum</i> (Say, 1831)	5
Diodora viridula (Lamarck, 1822)	14	<i>Engina</i> sp. 1	14
<i>Fissurella barbadensis</i> (Gmelin, 1791)	2	<i>Leucozonina ocellata</i> (Gmelin, 1791)	3
<i>Calliostoma</i> sp. 1	12	<i>Pisania pusio</i> (Linnaeus, 1758)	3
<i>Tegula</i> sp. 1	14	<i>Columbella mercatoria</i> (Linnaeus, 1758)	3,5,12,14
<i>Tegula fasciata</i> (Born, 1778)	3,5,12,14	<i>Mitrella delicata</i> (Reeve, 1859)	10
<i>Tegula gallina</i> (Forbes, 1850)	3	Mitrella ocellata (Gmelin, 1791)	14
<i>Astraliu phoebeum</i> (Röding, 1798)	12	<i>Nitidella nitida</i> (Lamarck, 1822)	12
<i>Lithopoma americanum</i> (Gmelin, 1791)	2,10	<i>Fasciolaria</i> sp. 1	12
<i>Lithopoma caelatum</i> (Gmelin, 1791)	10	<i>Fasciolaria tulipa</i> (Linnaeus, 1758)	2,3,5,12
<i>Lithopoma tectum</i> (Lightfoot, 1786)*	2,3,5,12,14	Nassarius albus (Say, 1826)	14
<i>Nerita</i> sp. 1	12	<i>Nassarius vibex</i> (Say, 1822)	12
<i>Nerita fulgurans</i> Gmelin, 1791	1,12,14	<i>Melongena corona</i> (Gmelin, 1791)	12
Nerita funiculata Menke, 1851	14	<i>Melongena melongena</i> (Linnaeus, 1758)	12
<i>Nerita peloronta</i> Linnaeus, 1758	1,14	<i>Coralliophila</i> sp. 1	5
Nerita tessellata Gmelin, 1791	14	<i>Coralliophila galea</i> (Dillwyn, 1823)	3
<i>Nerita versicolor</i> Gmelin, 1791	1,10,14	<i>Coralliophila caribaea</i> Abbott, 1958	5,12
<i>Neritina clenchi</i> Russell, 1940	12	Favartia cellulosa (Conrad, 1846)	14
<i>Neritina reclinata</i> (Say, 1822)	4	<i>Mancinella deltoidea</i> (Lamarck, 1822)	2,3,14
<i>Neritina virginea</i> (Linnaeus, 1758)	4,10	<i>Plicopurpura patula</i> (Linnaeus, 1758)	1,12,14
<i>Smaragdia viridis viridemaris</i> (Linnaeus, 1758)	2	<i>Stramonita</i> sp. 1	12
<i>Cerithium</i> sp. 1	12	<i>Stramonita haemastoma</i> (Linnaeus, 1767)	12
<i>Cerithium</i> sp. 2	14	<i>Stramonita haemastoma floridana</i> (Linnaeus, 1767)	1,14
<i>Cerithium atratum</i> (Born, 1778)	2,5,12	<i>Stramonita rustica</i> (Lamarck, 1822)	12
<i>Cerithium eburneum</i> Bruguière, 1792	12,14	<i>Trachypollia nodulosa</i> (C. B. Adams, 1845)	3,5,12,14
<i>Cerithium litteratum</i> (Born, 1778)*	2,3,5,12,14	<i>Thais</i> sp. 1	12
<i>Cerithium lutosum</i> Menke, 1828	10,12,14	<i>Urosalpinx</i> sp. 1	12
Diala albugo (Watson, 1886)	14	Urosalpinx perrugata (Conrad, 1846)	14
<i>Modulus carchedonius</i> (Lamarck, 1822)	2	<i>Mitra</i> sp. 1	12
<i>Modulus modulus</i> (Linnaeus, 1758)*	5,10,12,14	<i>Mitra nodulosa</i> (Gmelin, 1791)	2,12
<i>Angiola lineata</i> (Da Costa, 1778)	12,14	<i>Conus</i> sp. 1	12
Supplanaxis nucleus (Bruguière, 1789)	14	<i>Conus</i> sp. 2	5
<i>Cerithidea pliculosa</i> (Menke, 1829)	12	<i>Conus archon</i> Broderip, 1833	10
<i>Cypraea</i> sp. 1	12	<i>Conus delessertii</i> Récluz, 1843	12
<i>Luria cinerea</i> (Gmelin, 1791)	1	<i>Conus mus</i> Hwass, 1792	3,11,14
<i>Macrocypraea cervus</i> (Linnaeus, 1771)	12	<i>Crassispira</i> sp. 1	3
<i>Macrocypraea zebra</i> (Linnaeus, 1758)	2	Strictispira solida (C. B. Adams, 1850)	14
<i>Cyphoma gibbosum</i> (Linnaeus, 1758)	1	<i>Acteocina canaliculata</i> (Say, 1826)	11
<i>Cenchritis muricata</i> (Linnaeus, 1758)	1	<i>Bulla occidentalis</i> A. Adams, 1850	1,3,5,8,10,12,13,14
<i>Echillitorina ziczac</i> (Gmelin, 1791)	1,14	<i>Navanax gemmatus</i> (Mörch, 1863)	10,13
<i>Littorina angulifera</i> (Lamarck, 1822)	10	<i>Aplysia brasiliensis</i> Rang, 1828	8,10,13
<i>Littorina nebulosa</i> (Lamarck, 1822)	12	<i>Aplysia dactylomela</i> Rang, 1828	6,7,8,11,12,13,14
<i>Polinices</i> sp. 1	14	<i>Bursatella leachii pleii</i> Rang, 1828	13
<i>Polinices duplicatus</i> (Say, 1822)	10	<i>Dolabrifera dolabrifera</i> (Rang, 1828)	10,11,13
<i>Polinices lacteus</i> (Guilding, 1834)	1,3,5,12,14	<i>Stylocheilus striatus</i> (Quoy y Gaimard, 1832)	11,13
<i>Lobatus raninus</i> (Gmelin, 1791)	2,12,14	<i>Elysia crispata</i> Mörch, 1863	3,9,11,12,13,14
<i>Strombus</i> sp. 1	14	<i>Elysia ornata</i> (Swainson, 1840)	10
<i>Strombus alatus</i> Gmelin, 1791	3,5,14	<i>Elysia subornata</i> A. E. Verrill, 1901	10,13
<i>Eustrombus gigas</i> (Linnaeus, 1758)	3	<i>Discodoris</i> sp. 1	10

Cuadro 5. Continúa

Especie registrada	Fuente	Especie registrada	Fuente
<i>Strombus pugilis</i> Linnaeus, 1758	10	<i>Discodoris evelinae</i> Er. Marcus, 1955	10,13
<i>Tonna maculosa</i> (Dillwyn, 1817)	12	<i>Spurilla neapolitana</i> (Delle Chiaje, 1844)	11,13
<i>Cymatium</i> sp. 1	12	<i>Siphonaria pectinata</i> (Linnaeus, 1758)	3
<i>Cymatium</i> sp. 2	14		

Las especies en negritas representan nuevos registros para Isla Verde.

*Especies más abundantes para el total de ejemplares recolectados.

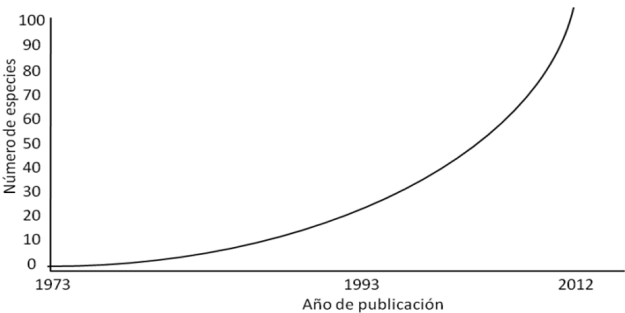


Figura 3. Curva de acumulación de las especies de gasterópodos registradas en los trabajos publicados en Isla Verde.

al. (2013).

Para los arrecifes que se encuentran dentro del PNSAV podemos mencionar el trabajo de García-Cubas et al. (1994) donde se tiene registro de 49 especies de gasterópodos. Desafortunadamente no se puede realizar un análisis completo de la biodiversidad, ya que sólo se menciona una lista de las estructuras arrecifales que se encuentran dentro de la zona de Veracruz, pero no se mencionan los lugares de los cuales se extrajeron los ejemplares ni su abundancia.

El trabajo de Zamora-Silva y Ortigosa (2012) sobre opistobranquios hace mención de 16 especies de opistobranquios de 23 registradas para diferentes arrecifes del PNSAV donde se abarcan al menos 7 arrecifes distintos, incluido Isla Verde. Este trabajo reportó 12 especies para el área mencionada, lo cual supera ampliamente los 3 registros documentados en este trabajo.

Para comprender la diversidad de moluscos en zonas arrecifales como el PNSAV, es necesario realizar muestreos dirigidos hacia los distintos grupos que comprenden la clase Gastropoda (e. g., opistobranquios y micromoluscos), ya que son numerosos los ambientes donde éstos se pueden desarrollar.

De la literatura especializada consultada para el arrecife de Isla Verde, sólo 2 estudios están publicados en revistas indizadas (Zamora-Silva y Naranjo-García, 2008; Zamora-Silva y Ortigosa, 2012); el resto de los trabajos corresponden a la llamada “literatura gris”. Desgraciadamente, muchos

de los trabajos de tesis realizados en México pertenecen a este tipo de literatura, ya que no se publican después de ser defendidos, a pesar de que muchos de ellos presentan registros de especies no reportadas para el lugar de estudio e información novedosa que ayuda a conocer la diversidad de las especies que ahí habitan. Por ello, se hizo énfasis en los registros de las especies en cada cita para recuperar esta información. En los trabajos realizados con objetivos similares a los planteados en este trabajo, se ha encontrado que no existe una metodología estándar y que los datos no se presentan de forma homogénea; por lo que la comparación de los resultados es parcial (e. g., no se mencionan las abundancias, no especifican las unidades de los índices o no usan índices, entre otras). De acuerdo con lo obtenido en este trabajo, el muestreo aleatorio estratificado con área es una de las opciones más eficaces para la elaboración de estudios de diversidad malacológica marina, pues da una mayor proporción de individuos por esfuerzo de recolección.

Las especies que se encuentran en la laguna arrecifal presentan diferentes hábitos de vida y preferencia por algún sustrato, lo que explica la abundancia encontrada sobre el coral muerto, con 472 individuos, 45% de la muestra, así como el mayor registro de riqueza en el mismo (13 especies). El coral muerto juega un papel importante para que los gasterópodos puedan adherirse o esconderse, permitiendo que la flora epibentónica que se encuentra sobre él les sirva como alimento (Purchon, 1968; Contreras et al., 1991). Sobre el sustrato algal se presentó una abundancia de 242 gasterópodos, que corresponde al 13% de la muestra, la cual es directamente proporcional a los resultados reportados por Tello (2000); debido a este cambio en el tipo y abundancia de sustrato, se considera actualmente a Isla Verde como arrecife algal más que coralino; esta sucesión puede atribuirse a factores de sedimentación y contaminación en la zona de estudio (Gutiérrez et al., 1993; Tello, 2000; Salas-Pérez et al., 2008), los cuales afectan el crecimiento de los corales.

El Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano presenta aguas con un nivel de turbidez considerable, ocasionado por las descargas de aguas continentales y

pluviales (Gutiérrez et al., 1993; Day et al., 2005; Salas-Pérez et al., 2008; Gutiérrez-Ruiz et al., 2011). Estas descargas afectan el crecimiento arrecifal y a las poblaciones de invertebrados, especialmente a los moluscos (Haszprunar et al., 2008), lo anterior podría explicar parcialmente que el 85% de las conchas se encontraran vacías; siendo la depredación, el intenso tráfico marítimo, los buceadores recreativos y diversas actividades humanas, otros factores que inciden sobre la proporción de organismos vivos, los muertos o las conchas con cangrejos ermitaños. El otro 15% corresponde a los ejemplares vivos, con éstos se logró conocer las especies que habitan la planicie arrecifal y que conforman la comunidad de gasterópodos. Aunque Isla Verde se encuentra dentro de un área natural protegida, llama la atención el bajo porcentaje de organismos vivos encontrado durante los muestreos, demostrando la urgencia de presentar y cumplir con un plan de manejo de esta área.

A pesar de que la mayoría de los registros de este estudio se hicieron a partir de ejemplares muertos, se sabe que las conchas vacías depositadas en sedimentos blandos no consolidados y algunas ocupadas por cangrejos ermitaños, representan a la malacofauna que antes formó parte de esta comunidad (Kidwell, 2001, 2008); por lo que este estudio es, a la fecha, el que ha logrado recolectar en campo una mayor diversidad de organismos de la zona, situación que queda confirmada por medio de las comparaciones del índice de Shannon con otros reportes previos (Puig, 1983; Ortigosa, 2005), ya que no varió significativamente —de acuerdo con la prueba de *t* de student— entre las épocas del año (ver Cuadro 2). Por lo tanto, se pueden incluir las conchas vacías cuando no esté permitido hacer recolecciones de organismos vivos, sin afectar significativamente los valores del índice de diversidad.

Es importante mencionar que, a pesar de que este estudio estuvo enfocado en la clase Gastropoda de la laguna arrecifal de Isla Verde, no se encuentran bien representados gasterópodos opistobranquios, los cuales han mostrado tener una riqueza importante en la zona (Zamora-Silva y Ortigosa, 2012). Este grupo de gasterópodos generalmente se encuentran crípticos, por lo que los estudios malacológicos que no están dirigidos a este tipo de organismos, como sucede también con los micromoluscos, generalmente reportan las especies grandes, como en el presente trabajo en el que se encontraron 3 de las 13 especies reportadas para el arrecife.

El ANDEVA muestra que existe variación significativa de los parámetros ambientales en las épocas del año debido a la estacionalidad de la zona, lo cual concuerda con los grupos formados a partir del análisis de Bray-Curtis (Fig. 2). Estas diferencias entre las épocas del año parecen incidir

sobre los parámetros comunitarios, ya que el ANDEVA calculado entre la riqueza de especies y las épocas del año mostró diferencias significativas entre las temporadas de lluvias y nortes (Cuadro 3).

Este trabajo intenta promover investigaciones sobre comunidades biológicas, con un enfoque hacia el inventario y la recopilación de datos históricos, con la finalidad de conocer las especies que habitan en un lugar determinado y así tener pleno conocimiento sobre la biodiversidad marina en México, ya que estos estudios pueden generar información fundamental para poder realizar evaluaciones acerca del estado de conservación de las áreas naturales protegidas, debido a que en algunos casos este tipo de zonas sufren distintos tipos de afectaciones por parte de las actividades humanas o la introducción de especies. Con la información recabada se podrán crear e implementar planes de manejo para coadyuvar en la conservación de los recursos naturales de nuestro país.

Agradecimientos

Los autores agradecen a los alumnos y profesores del Taller “Inventario y monitoreo de la biodiversidad de los arrecifes coralinos del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano” por su apoyo en los muestreos, en especial a Claudia Medina. A la Dra. Edna Naranjo (Colección Nacional de Moluscos del IBUNAM) y a la Biól. Aurora González (Colección Malacológica “María Guadalupe López Magallón” de la ENCB-IPN), por su apoyo en la consulta de las colecciones. Al Biól. Juan Antonio Frausto-Castillo y al M. en C. Héctor Alexander Valdés (Laboratorio de Físicoquímica del ICML-UNAM), así como al M. en C. Sebastián Zúñiga-Lagunes (Laboratorio de Ecofisiología, Facultad de Ciencias, UNAM) por su apoyo en la medición de parámetros físico-químicos. A los doctores Kelvin Barwick (California State University, Fullerton) y Fabio Moretzsohn (Texas A&M University) por su apoyo en la identificación de especies exóticas.

Literatura citada

- Abbott, R. T. 1974. American seashells the marine mollusca of the Atlantic and Pacific coasts of North America. Van Nostrand Reinhold Company, Nueva York. 633 p.
- Aguilera, M. A. y S. A. Navarrete. 2007. Effects of *Chiton granosus* (Fremby, 1827) and other molluscan grazers on algal succession in wave exposed mid-intertidal rocky shores of central Chile. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 349:84-98
- Aguirre, A., R. Mendoza, H. Arredondo, L. Arriaga, E. Campos, S. Contreras-Balderas, M. E. Gutiérrez, F. J. Espinosa, I. Fernández, L. Galaviz, F. J. García, D. Lazcano, M. Martínez, M. E. Meave, R. A. Medellín, E. Naranjo, M. T. Olivera,

- M. Pérez, G. Rodríguez, G. Salgado, A. Samaniego, E. Suárez, H. Vibrans y J. A. Zertuche. 2009. Especies exóticas invasoras: impactos sobre las poblaciones de flora y fauna, los procesos ecológicos y la economía. In *Capital natural de México*, vol II: estado de conservación y tendencias de cambio, J. Sarukhán (coord. gral.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D. F. p. 277-318.
- Bakus, G. J. 2007. Quantitative analysis of marine biological communities: field biology and environmental. John Wiley and Sons Inc., Publications, Hoboken, New Jersey. 435 p.
- Begon, M., C. R. Townsend y J. L. Harper. 2006. The Nature of the community: patterns in space and time. In *Ecology from individuals to ecosystems*, M. Begon, C. R. Townsend y J. L. Harper (eds.). Blackwell Publishing, Malden. p. 467-498.
- Bray, J. R. y J. T. Curtis. 1957. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs* 27:325-349.
- Cao, M. R. 2011. Descripción histológica del aparato reproductor del caracol canelo *Strombus pugilis* del puerto de Veracruz, Veracruz, México. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 56 p.
- Carricart-Ganivet, J. P. y G. Horta-Puga. 1993. Arrecifes de coral en México, S. I. Salazar-Vallejo y N. E. González (comps.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Centro de Investigaciones de Quintana Roo, Chetumal. p. 80-90.
- Castro, J., A. Espinosa, M. Valle y O. Gaona. 1989. Caracterización de los arrecifes coralinos de Veracruz. *Biología de Campo*, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 89 p.
- Cintra, C. E., H. Reyes y O. Arizpe. 1998. Los equinodermos (Equinodermata) del arrecife Cabo Pulmo, Pacífico de México. *Revista de Biología Tropical* 46:2.
- Contreras, R. R., F. M. Cruz-Ábreo y A. L. Ibáñez-Aguirre. 1991. Observaciones ecológicas de los moluscos de la zona intermareal rocosa de la bahía de Chamela, Jalisco, México. *Anales del Instituto de Biología, Serie Zoología* 62:17-32.
- Day, J. W., A. Díaz de León, G. González, P. Moreno-Casasola y A. Yáñez-Arancibia. 2005. Diagnóstico ambiental del golfo de México (resumen ejecutivo). In *Diagnóstico ambiental del golfo de México*, M. Caso, I. Pisanty y E. Excurra (comps.). Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, México, D. F. p. 15-44.
- Díaz, J. M. y M. Puyana. 1994. Los moluscos y el hombre. In *Moluscos del Caribe colombiano un catálogo ilustrado*, J. M. Díaz y M. Puyana (eds.). Colciencias, Fundación Natura Colombiana e Invemar, Santa Fe de Bogotá. p. 19-26.
- Domínguez, N., A. Granados y V. Solís. 2007. Estudio preliminar de la macrofauna bentónica presente en la laguna del arrecife Sacrificios. In *Investigaciones científicas en el Sistema Arrecifal Veracruzano*, A. Granados, L. G. Abarca y J. M. Vargas (eds.). Centro de Ecología, Pesquerías y Oceanografía del Golfo de México, Universidad Autónoma de Campeche, Campeche. p. 113-126.
- Dorantes, C. P. 2010. *Elysia crispata* (Mollusca: Sacoglossa: Elysiidae) como biomonitor de contaminación en 3 arrecifes del Sistema Arrecifal Veracruzano, Veracruz, México. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 67 p.
- García-Cubas, A., M. Reguero y L. Jácome. 1994. Moluscos arrecifales de Veracruz (Guía de campo). Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 143 p.
- Guerry, A. D., B. A. Menge y R. A. Dunmore. 2009. Effects of consumers and enrichment on abundance and diversity of benthic algae in a rocky intertidal community. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 369:155-164.
- Gutiérrez, D., C. García, M. Lara y C. Padilla. 1993. Comparación de arrecifes coralinos: Veracruz y Quintana Roo. In *Biodiversidad marina y costera de México*, S. I. Salazar-Vallejo y N. E. González (comps.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Centro de Investigaciones de Quintana Roo, Chetumal. p. 787-806.
- Gutiérrez-Ruiz, C. V., M. A. M. Román-Vives, C. H. Vergara y E. I. Badano. 2011. Impact of anthropogenic disturbances on the diversity of shallow stony corals in the Veracruz Reef System National Park. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82:249-260.
- Haszprunar, G., C. Schander, y M. Halanych. 2008. Relationships of higher molluscan taxa. In *Phylogeny and evolution of the mollusca*, W. F. Ponder y D. R. Lindberg (eds.). University of California Press, Berkley. p. 19-32.
- Jones, J., K. Withers y J. W. Tunnell. 2008. Comparison of benthic communities on six coral reefs in the Veracruz Reef System (Mexico). *Proceedings of the 11th International Coral Reef Symposium* 18:757-760.
- Juárez, E. 2000. Evaluación de metales pesados en 2 sistemas bentónicos arrecifales de Veracruz, Veracruz, México. Tesis, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Tlalnepantla, Estado de México. 68 p.
- Kidwell, S. M. 2001. Preservation of species abundance in marine death assemblages. *Science* 294:1091-1094.
- Kidwell, S. M. 2008. Ecological fidelity of open-marine molluscan death assemblages: effects of post-mortem transportation, shelf health, and taphonomic inertia. *Lethaia* 41:199-217.
- Magurran, A. E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing, Malden. 256 p.
- Margalef, R. 1993. Los temas de la teoría ecológica clásica. In *Teoría de los sistemas ecológicos*, R. Margalef (ed.). Omega, Barcelona. p. 165-219 p.
- Margalef, R. 2005. Evaluación de las poblaciones. In *Ecología*, R. Margalef (ed.). Barcelona, Omega. p. 317-357.
- Moreno, C. E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo, Oficina Regional de Ciencia y Tecnología para América Latina y el Caribe, United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza. 86 p.
- Moretzsohn, F., J. W. Tunnell Jr., W. G. Lyons, E. Baqueiro-

- Cárdenas, N. Barrera, J. Espinosa, E. F. García, J. Ortega y M. Reguero. 2009. Mollusca: introduction. *In* Gulf of Mexico origins, waters, and biota, vol. 1, Biodiversity, D. L. Felder y D. K. Camp (eds.). Texas A y M University Press, Galveston. p. 559-564.
- Odum, E. P. 1985. Introducción al campo de la ecología. *In* Fundamentos de ecología, E. P. Odum (ed.). Interamericana, México, D. F. p. 1-8.
- Okolodkov, Y. B., R. Bastida-Zavala, A. L. Ibáñez, J. W. Chapman, E. Suárez-Morales, F. Pedroche y F. J. Gutiérrez-Mendieta. 2007. Especies acuáticas no indígenas en México. *Ciencia y Mar* 11:29-67.
- Ortigosa, J. D. 2005. Riqueza y distribución de opistobranquios (Mollusca: Gastropoda: Opisthobranchia) en la laguna arrecifal de Isla Verde, Veracruz, México. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 60 p.
- Ortigosa, D., N. Simões y G. Calado. 2013. Seaslugs (Mollusca: Opisthobranchia) from Campeche Bank, Yucatán Peninsula, Mexico. *Thalassas An International Journal of Marine Sciences* 29:59-75.
- Pérez, R. 1973. Estudio sobre moluscos marinos de las costas de Veracruz. México. Secretaría de Marina, México, D. F. 142 p.
- Pérez-Rodríguez, R. 1997. Moluscos de la plataforma continental del Atlántico mexicano. Universidad Autónoma Metropolitana, Campus Xochimilco, México, D. F. 260 p.
- Ponder, W. F. y R. De Keyser. 1992. A revision of the genus *Diala* (Gastropoda: Cerithioidea: Dialidae). *Invertebrate Taxonomy* 6:1019-1075.
- Puig, L. 1983. Contribución al conocimiento de la taxocenosis Gasteropoda, en el arrecife Isla Verde, Veracruz, México. Tesis, Unidad Iztapalapa, Universidad Autónoma Metropolitana. México, D. F. 30 p.
- Purchon, R. D. 1968. Feeding method and adaptive radiation in the Gastropoda. *In* The biology of the mollusca, R. D. Purchon (ed.). Pergamon Press, Oxford. p. 41-99.
- Quintana y Molina, J. 1991. Resultados del programa de investigaciones en arrecifes veracruzanos del Laboratorio de Sistemas Bentónicos Litorales. *Hidrobiológica* 1:73-86.
- Redfern, C. 2001. Bahamian seashells a thousand species from Abaco, Bahamas. *Bahamianseashells.com*, Inc. Boca Ratón. 280 p.
- Rosado, J. y M. A. García. 1991. Moluscos bentónicos de 3 arrecifes del puerto de Veracruz, México. *Biología de campo*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 83 p.
- Roberts, C. M., C. J. McLean, J. E. Veron, J. P. Hawkins, G. R. Allen, D. E. McAllister, C. G. Mittermeier, F. W. Schueler, M. Spalding, F. Wells, C. Vynne y T. B. Werner. 2002. Marine biodiversity hotspots and conservation priorities for tropical reefs. *Science* 295:1280-1284.
- Rosenberg, G. 2009. Malacolog 4.1.1: A database of Western Atlantic Marine mollusca. [WWW database (version 4.1.1)] URL <http://www.malacolog.org/>
- Rosenberg, G., F. Moretzsohn y E. F. García. 2009. Gastropoda (Mollusca) Gulf of Mexico. *In* Gulf of Mexico origins, waters, and biota, vol. 1, Biodiversity, D. L. Felder y D. K. Camp (eds.). Texas A y M University Press, Galveston. p. 579-699.
- Salas-Pérez, J. J., D. Salas-Monreal, V. E. Arenas-Fuentes, D. A. Salas-de-León y M. L. Riverón-Enzástiga. 2008. Tidal characteristics in a coral reef system from the western gulf of Mexico. *Ciencias Marinas* 34:467-478.
- Secretaría de Desarrollo Social. 1992. Decreto por el que se declara área natural protegida con el carácter de Parque Marino Nacional, la zona conocida como Sistema Arrecifal Veracruzano, ubicada frente a las costas de los municipios de Veracruz, Boca del Río y Alvarado del estado de Veracruz Llave, con superficie de 52 238-91-50 ha.
- Semarnat (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2011. Programa de monitoreo biológico de áreas naturales protegidas (Promobi), Anexo 2: protocolo de monitoreo No. 17. Comisión de Áreas Naturales Protegidas. p. 1-5.
- Semarnat (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2012. Decreto que modifica al diverso por el que se declara Área Natural Protegida, con el carácter de parque marino nacional, la zona conocida como Sistema Arrecifal Veracruzano, ubicada frente a las costas de los municipios de Veracruz, Boca del Río y Alvarado del estado de Veracruz Llave, con una superficie de 52 238-91-50 ha, publicado los días 24 y 25 de agosto de 1992 (29/11/2012).
- Skoglund, C. 2002. Panamic province molluscan literature additions and changes from 1971 through 2001 III. *Gastropoda The Festivus* 33:286.
- Tello, J. L. 2000. Distribución de biotopos en la zona de la planicie arrecifal de Isla Verde, Veracruz, México. Tesis, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Tlalnepantla. 61 p.
- Vicencio-De la Cruz, F. y C. González. 2006. Lista actualizada de los gasterópodos de la planicie del arrecife Lobos, Veracruz, México. *Revista UDO Agrícola* 6:128-137.
- Wye, K. R. 1991. The influence of shells. *In* The encyclopedia of shells, K. R. Wye (ed.). Chartwell Books, Inc, Nueva Jersey. p. 8-9.
- Vargas-Hernández, J. M., A. Hernández-Gutiérrez y L. F. Carrera-Parra. 1993. Sistema Arrecifal Veracruzano. *In* Biodiversidad marina y costera de México, S. I. Salazar-Vallejo y N. E. González (comps.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Centro de Investigaciones de Quintana Roo, Chetumal. p. 559-575.
- Zamora-Silva, B. A. y E. Naranjo-García. 2008. Los opistobranquios de la Colección Nacional de Moluscos. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79:333-342.
- Zamora-Silva, B. A. y D. Ortigosa. 2012. Nuevos registros de opistobranquios en el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano, Veracruz, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83:359-369.
- Zar, J. H. 1999. Biostatistical analysis. Prentice Hall, Nueva Jersey. 633 p.
- Zar, J. H. 2010. Biostatistical analysis. Pearson, Nueva Jersey. 944 p.



Microarthropod communities related with biological soil crusts in a desert scrub in northwestern Mexico

Comunidades de microartrópodos relacionadas con costras biológicas de suelo en un matorral desértico en el noroeste de México

Jaramar Villarreal-Rosas¹, José G. Palacios-Vargas^{2✉} y Yolanda Maya³

¹Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Xochimilco. Calz. del Hueso 1100, Col. Villa Quietud, 04960, México, D. F., México.

²Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Av. Universidad 3000, Col. Copilco, Coyoacán, 04510, México, D. F.

³Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. Av. Instituto Politécnico Nacional 195, Col. Playa Palo de Santa Rita Sur, 23096 La Paz, Baja California Sur, México.

✉ troglolaphysa@hotmail.com

Abstract. In arid ecosystems, biological soil crusts closely interact with microarthropod communities. Together, both communities play one of the most important environmental services: decomposition of organic matter. In a desert scrub in the southern Baja California Peninsula of Mexico, microarthropod communities were correlated to biological soil crusts and the way soil properties influence distribution of the microarthropods. Twenty five soil samples were taken from 3 site types: without crusts (10), with crusts (10), and eroded surfaces (5). Microarthropods were extracted; specimens were identified to family level and feeding groups were identified. Of the 4 682 microarthropods within 40 taxa, Prostigmata had the greatest richness. The lack of plant coverage at eroded sites seems to affect micro-environmental conditions, so that no microarthropods were found at these sites and biological soil crusts were simple in structure. Among desert scrub, biological soil crusts were complex in structure, and edaphic properties were more favorable for microarthropods to thrive. Specific dissimilarities in community structure of microarthropods for each microhabitat were related to feeding preferences of each taxa.

Key words: Acari, Collembola, edaphic properties, microflora.

Resumen. En los ecosistemas áridos, las costras biológicas de suelo junto con las comunidades de microartrópodos dan lugar a uno de los servicios ambientales más importantes: la descomposición de la materia orgánica. La relación entre comunidades de microartrópodos y costras biológicas de suelo, así como la influencia de las propiedades edáficas en la distribución de microartrópodos fueron estudiadas en un matorral desértico en el sur de la península de Baja California. Se tomaron 25 muestras de suelo de 3 sitios: sin costras (10), con costras (10) y superficies erosionadas (5). Se extrajeron los microartrópodos, que fueron identificados hasta familia y se identificaron hábitos alimenticios. Se encontraron 4 682 microartrópodos en 40 taxa, Prostigmata con la mayor riqueza. La falta de cobertura vegetal en los sitios erosionados parece afectar las condiciones micro-ambientales, por lo que no fueron encontrados microartrópodos en estos sitios y las costras biológicas encontradas fueron simples. En el resto del matorral, las costras biológicas eran complejas en su estructura y las propiedades edáficas fueron más favorables para el desarrollo de microartrópodos. Se relacionaron las diferencias específicas dentro de la estructura de la comunidad de microartrópodos para cada microhábitat con los hábitos alimenticios de cada taxa.

Palabras clave: Acari, Collembola, propiedades edáficas, microflora.

Introduction

Over more than 70% of the surface of the world is arid and semiarid soils, where vascular plants are widely dispersed or absent; there, a highly specialized microorganism community of biological soil crusts (BSC), composed of cyanobacteria, algae, microscopic fungi,

lichens, and mosses predominates (Belnap, 2001a). These organisms grow inside or on the surface of the upper layer of the soil; during its development, polysaccharides secreted by cyanobacteria and algae, together with filaments of lichens and moss, adhere to soil particles (Coleman et al., 2004). Consequently, BSC stabilize and reduce the susceptibility of soil to water and wind erosion. Furthermore, BSC supply a source of nitrogen for desert soils, which can support germination and establishment

Recibido: 01 mayo 2013; aceptado: 11 agosto 2013



of vascular plants (Belnap, 2001a). Flat and rough types of BSC have been identified from a mountainous range of southern Baja California Peninsula (Maya et al., 2002).

According to Neher et al. (2009), there is a close relationship between the porous structure of BSC and the edaphic fauna; this microhabitat of microarthropods also supplies its main source of food. In turn, microarthropods support the bacteria and fungi by supplying detritus (Palacios-Vargas, 1983), as well as disseminating bacteria and fungi spores, and lichen fragments and soredia (Steinberger, 1991). Hence, microarthropods are important regulators of the bacterial and fungal populations of soil. Since microarthropods are relatively sedentary, they reveal soil conditions better than mobile microfauna (Olfert et al., 2002); hence, they can be used as bio-indicators of the health of desert soils (Sandor and Maxim, 2008).

Unfortunately, from the terrestrial ecosystems, soil comprises one of the less studied resources (Coleman et al., 2004), both in its biodiversity and its internal processes. Of the microarthropods only ~10% have been examined and probably only 10% of the species described (André et al., 2002). The basis of distribution of the edaphic fauna and the way it interacts and develops are far from being understood. As a result, the importance of the biota in the soil processes are commonly underestimated (Coleman et al., 2004), regardless of the importance of the services provided to humanity and the rest of the biota. Few studies have been made regarding interactions between biological soil crusts and microarthropod communities. It is remarkable that in North America, studies of microarthropods in arid lands have focused on the Chihuahuan and Mojave Deserts and not the Sonoran Desert. The main objective was to analyze the influence of some edaphic parameters in microarthropod communities related to BSC in a desert scrub.

Material and methods

Study site. The study was conducted at the Northwest Biological Research Center (CIBNOR) reserve, located on an alluvial plain dominated by desert scrub vegetation; the common shrubs include *Jatropha cinerea*, *J. cuneata*, *Prosopis articulata*, *Bursera microphylla*, *Fouquieria diguetii*, *Cyrtocarpa edulis* and the cardon cactus *Pachycereus pringlei*. Summers are hot and arid, with occasional tropical storms bringing most of the rain. There is only one rainy season, from August to February with 2 peaks in September and January, with the greatest precipitation in summer; winter storms provide <10% of the annual total (León de la Luz et al., 1996).

Biological soil crusts are distributed in patches on the soil surface. Based on appearance, they are designated

as “flat” or “rough” crusts; rough crusts contain very conspicuous lichens; in contrast, flat crusts are dominated by cyanobacteria. Flat crusts were found on eroded soils; rough crusts on scrubland soils. Stereoscopic and bright-field microscopy show that filamentous cyanobacteria are dominant in both crusts, most species belonging to *Microcoleus*, as well as many species of the genera *Scytonema* and *Nostoc*, which are nitrogen fixers.

Sampling. Field work was performed in September and October 2011. From a satellite image of 22 July 2009, we identified 25 sites in this area, of which 10 sites had BSC, 10 sites were without BSC, and 5 sites were eroded. To collect microarthropods, a sample of litter and the upper layer of the soil were excavated (together with the crusts, if present). At 10 sites (5 with and 5 without crusts) a soil sample (0-10 cm deep) was collected for analysis. From each sample, a volume of 500 mL of soil (or soil + litter) was placed in a box. At each site, the surrounding vegetation and the type of BSC (flat or rough) was described. The following soil properties were measured: pH, electrical conductivity, total dissolved solids, soluble phosphorus, organic matter, calcium, magnesium, total nitrogen, sodium, potassium, soil texture, bulk density, pore space, temperature, and relative humidity (the 2 last in the field).

Microarthropod extraction and identification. Microarthropods were extracted from the soil samples using Berlese-Tullgren funnels (Palacios-Vargas and Mejía, 2007). Voucher specimens of each family were mounted in Hoyer's fluid on glass slides for initial identification and subsequently archived (Palacios-Vargas and Mejía, 2007). Only colembolans (Christiansen and Bellinger, 1998) and mites (Balogh and Balogh, 1988; Kethley, 1990; Walter et al., 2009) were identified to family. Feeding groups were assigned to each Acari family based on the feeding behavior (McDaniel, 1979; Neher et al., 2009; Walter et al., 2009). The groups were: predators (nematode and other microarthropods), phytophages, microphytophages (fungi and algae eaters), and saprophytes.

Data analysis. Kruskal-Wallis analysis was used to determine differences between the edaphic parameters in both conditions (“soil with crusts” and “soil without crusts”). For each condition, the diversity, evenness, and dominance were estimated. For diversity, the Shannon index (H') was used; evenness was obtained by dividing the value of Shannon's diversity index by the logarithm of the number of taxa, and dominance was obtained with the Berger-Parker index (Magurran, 1988). To assess differences in richness between crust types, Whittaker's similarity index was used (Arellano and Halfpeter, 2003).

Multiple regression tests identified the association between edaphic parameters and abundances of each taxon. For these correlations, only taxa that were present

in at least 3 of the sample sites, each with more than 3 individuals were used. Kruskal-Wallis analysis and multiple regression tests were processed with software (Statistica 6.0, StatSoft, 1995). Indexes were obtained with additional software (PAST 2.04; Hammer et al., 2001).

Results

Description of the area. The total annual precipitation in 2009 was 215.9 mm, while a total of 0.15 mm was recorded until the sampling period in September-October 2011, the time of sampling. Dryness contributed to the very low quantity of litter found, around 1 cm thick, when most abundant. The vegetation was leafless and non-flowering.

Most of the study area had well developed fleshy-stemmed scrub, but eroded sites lacked native plant cover, with scattered introduced buffel grass (*Cenchrus ciliaris*) as the dominant species (Fig. 1). Flat BSC was found underneath the buffel grass, but no microarthropods were captured from samples collected at eroded sites. In the remaining study area, where desert scrub prevailed, rough BSC were common (Fig. 2), but less abundant where the plant coverage was dense, probably as a consequence of the reduction of radiation.

Edaphic properties. No significant differences were found regarding average temperature (26.4 °C) and (75.07%) relative humidity at sites with rough crusts. At sites without crusts, the averages were 24.26 °C and 72.85% RH. No significant differences were found between textural classes

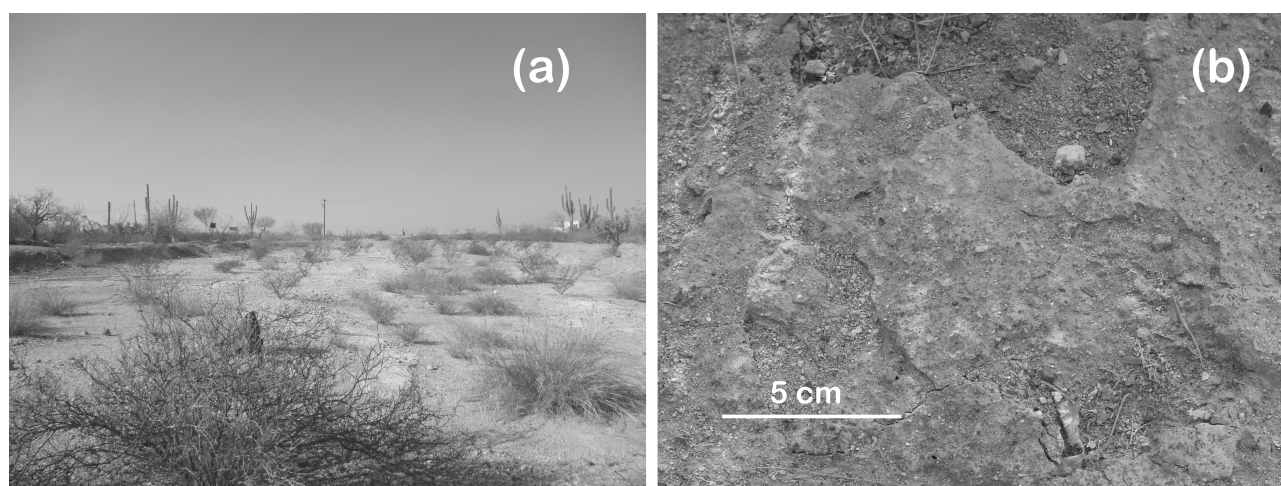


Figure 1. a), eroded site with individuals of *Cenchrus ciliaris*; b), flat biological soil crusts.

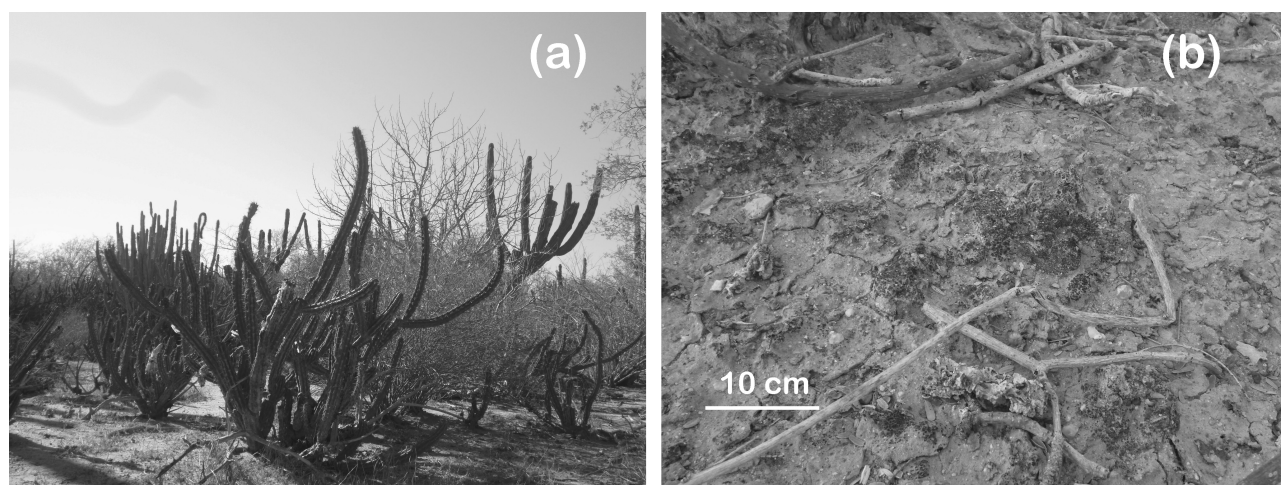


Figure 2. a), site where the scrub is well developed; b), rough biological soil crusts.

at both kinds of sites. Some slight differences occurred in the frequency of soil particle sizes. At sites without crusts, sand was more common than silt and clay, compared with sites with rough crusts (Table 1). At the latter sites, bulk density was less ($1.8 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$ vs. $2.0 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$) and pore space was greater (32.1% vs. 22.3%). These results were significantly different ($H=10$, $df=1$, $p=0.0016$). Regarding chemical parameters, nitrogen content was the only parameter that had significant differences between site types, with higher values from sites with rough crusts (0.10% vs. 0.04%, $H=10$, $df=1$, $p=0.0016$). There were no significant differences between the values of OM and pH; however, the results suggest some variance that could be related to the presence of biological crusts (Table 1).

Edaphic fauna. The 4 628 microarthropods were placed in 40 taxa, 23 families belonged to Acari, 3 to Collembola, and 12 to a miscellaneous group that contains specimens in Insecta and Aracnida (Table 2). Within Acari, the order with higher richness was Prostigmata with 20 families (1 306 specimens). In Oribatida, there were 4 families (1 020 specimens), and for Acaridae, there were 1 510 specimens in Astigmata; this family represented 32.6% of the specimens.

Among Collembola, the most abundant family was Isotomidae, with 27 specimens of a new species of *Folsomides*; it is remarkable that these specimens belonged to a new species (Palacios-Vargas and Villarreal-Rosas, 2013). It is worth mentioning that the 3 families of Collembola represent only 0.82% in all specimens. Amongst the remaining taxa, the orders with greatest abundance was Psocoptera (382 specimens), and Homoptera (186 specimens) (Table 2).

Regarding diversity, H' was 1.97 for the sites with crusts and 2.40 for the sites without crusts ($t=-12.27$, $df=4537.6$, $p<0.05$). Diversity was higher at the sites without crusts despite the fact that the number of taxa was 34 in both site types. At sites without crusts, the number of individuals was lower (1 925 vs. 2 703). At sites without crusts, the communities have greater evenness, with values of 0.68 vs. 0.59. The results for the Berger-Parker index strengthen the finding that at the sites with crusts, there are fewer taxa with more individuals in each taxa, with values of 0.40 vs. 0.21. The taxa that may be influencing this result are: *Aphelacarus acarinus* (588 specimens), Acaridae (1 098 specimens), and Homoptera (158 specimens). The taxa richness per order is similar at sites with crusts and without crusts, but not abundances. Prostigmata was more abundant at sites without crusts (738 vs. 568). Oribatida, Astigmata, Collembola, and the miscellaneous group were more abundant at sites with crusts (Table 2).

The similarity value between the communities of both types of sites, as estimated by the Whittaker index was

Table 1. Physical and chemical properties of soil samples

Sampling site	Edaphic properties					Chemical properties										
	Particle size			Textural classes	BD	PS	pH	OM	N	P	Exchangeable cations					
	Sand	Silt	Clay								Ca^{2+}	Mg^{2+}	Na^{+}	K^{+}		
	-----%-----				$\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$	%		%	%				$\text{dS}\cdot\text{m}^{-1}$	$\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$	$\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$	
c1	85.5	8	6.5	sand	2.0	24.8	7.0	1.8	0.18	7.5	36.1	26.7	26.4	58.7	0.3	140.9
c2	55.5	28	16.5	sandy loam	1.7	34.5	7.0	2.3	0.09	10.5	36.1	46.2	32.5	52.8	0.3	159.3
c3	67.5	16	16.5	sandy loam	1.9	29.8	7.3	2.0	0.11	3.3	48.1	46.2	29.9	59.3	0.5	216.0
c7	59.5	20	20.5	sandy clay loam	1.7	34.9	7.5	1.6	0.07	6.4	20.0	41.3	21.5	27.7	0.3	139.8
c9	81.5	12	6.5	loamy sand	1.7	36.7	7.4	3.4	0.16	8.7	72.1	53.5	33.2	58.9	0.5	245.0
average	69.9	16.8	13.3		1.8	32.1	7.2	2.2	0.10	7.3	42.5	42.8	28.7	51.5	0.4	180.2
w2	53.5	24	22.5	sandy clay loam	2.1	22.6	7.3	1.3	0.05	6.3	68.1	38.9	23.2	40.9	0.4	191.6
w5	75.5	14	10.5	sandy loam	2.1	21.3	7.4	1.8	0.06	9.7	56.1	36.5	30.7	69.0	0.4	206.0
w8	89.5	3.3	7.2	loamy sand	2.1	21.5	7.4	1.1	0.03	3.7	80.2	34.0	14.5	31.0	0.4	182.0
w9	85.5	7.3	7.2	loamy sand	2.0	23.4	7.4	1.0	0.02	4.1	60.1	29.2	21.0	71.6	0.4	210.0
w10	83.5	8	8.5	loamy sand	2.0	22.9	7.2	1.7	0.03	12.0	28.1	26.7	26.6	54.5	0.3	146.6
average	77.5	11.32	11.18		2.1	22.3	7.3	1.4	0.04	7.2	58.5	33.1	23.1	53.4	0.4	187.2

c= rough biological soil crusts; w= without crusts; BD= bulk density; PS= pore space; OM= organic matter; EC= electrical conductivity; TDS= total dissolved solids.

Table 2. Results of abundance (number of individuals), density (ind·area⁻¹), richness (number of taxa), and percentage of edaphic microfauna. Only the feeding habits of the families belonging to Acari were included

	With crust				Without crust				Abundance/ family
	Abd	Density in 339.09 cm ²	Density in 1 m ²	%	Abd	Density in 339.09 cm ²	Density in 1 m ²	%	
Prostigmata									
¹ Adamystidae	3	0.01	0.26	0.11	13	0.04	1.13	0.67	16
¹ Bdellidae	90	0.27	7.83	3.33	83	0.24	7.22	4.31	173
^{1, 2} Caeculidae	16	0.05	1.39	0.59	11	0.03	0.96	0.57	27
¹ Caligonellidae	13	0.04	1.13	0.48	27	0.08	2.35	1.40	40
^{1, 2} Camerobiidae	1	0.00	0.09	0.04	—	—	—	—	1
¹ Cheyletidae	—	—	—	—	1	0.00	0.09	0.05	1
^{1, 2} Cunaxidae	7	0.02	0.61	0.26	2	0.01	0.17	0.10	9
² Dolichocybidae	4	0.01	0.35	0.15	1	0.00	0.09	0.05	5
*Eutrombiidae	1	0.00	0.09	0.04	1	0.00	0.09	0.05	2
⁴ Linotetranae	51	0.15	4.44	1.89	13	0.04	1.13	0.67	64
⁴ Nanorchestidae	6	0.02	0.52	0.22	—	—	—	—	6
Paratydeidae									
¹ Morphospecies 1	57	0.17	4.96	2.11	234	0.69	20.35	12.15	291
¹ Morphospecies 2	51	0.15	4.44	1.89	32	0.09	2.78	1.66	83
⁴ Penthaleidae	—	—	—	—	1	0.00	0.09	0.05	1
Pyemotidae									
² Pyemotes sp.	1	0.00	0.09	0.04	—	—	—	—	1
² Pygmephoridae	262	0.77	22.79	9.70	288	0.85	25.05	14.95	550
¹ Smarididae	1	0.00	0.09	0.04	2	0.01	0.17	0.10	3
Tarsonemidae									
² Tarsonemus sp.	—	—	—	—	1	0.00	0.09	0.05	1
Teneriffiidae									
⁴ Parateneriffia sp.	3	0.01	0.26	0.11	—	—	—	—	3
⁴ Tetranychidae	—	—	—	—	19	0.06	1.65	0.99	19
¹ Tydeidae	1	0.00	0.09	0.04	9	0.03	0.78	0.47	10
Richness	17				17				S21
Total	568	1.68	49.40	21.03	738	2.18	64.18	38.32	1,306
Oribatida									
Aphelacaridae									
² Aphelacarus acarinus	588	1.73	51.14	21.77	292	0.86	25.40	15.16	880
Cymbaeremaeidae	—	—	—	—	1	0.00	0.09	0.05	1
² Scapheremaeus sp.	—	—	—	—	2	0.01	0.17	0.10	2
² Gymnodamaeidae	—	—	—	—	2	0.01	0.17	0.10	2
Haplochthoniidae	40	0.12	3.48	1.48	97	0.29	8.44	5.04	137
² Haplochthonius sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Richness	2				4				S4
Total	628	1.85	54.62	23.25	392	1.16	34.09	20.35	1,020
Astigmata									
^{2, 3} Acaridae	1,098	3.24	95.49	40.65	412	1.22	35.83	21.39	1,510
Richness	1				1				S1
Total	1,098	3.24	95.49	40.65	412	1.22	35.98	21.39	1,510
Collembola									
Brachystomellidae	3	0.01	0.26	0.11	6	0.02	0.52	0.31	9
Brachystomella sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Entomobryidae	2	0.01	0.17	0.07	—	—	—	—	2
Isotomidae									
Folsomides sp.	19	0.06	1.65	0.70	8	0.02	0.70	0.42	27
Richness	3				2				S3
Total	24	0.07	2.09	0.89	14	0.04	1.22	0.73	38
Thysanura	13	0.04	1.13	0.48	16	0.05	1.39	0.83	29

Table 2. Continues

	<i>With crust</i>				<i>Without crust</i>				<i>Abundance/ family</i>
	<i>Abd</i>	<i>Density in 339.09 cm²</i>	<i>Density in 1 m²</i>	<i>%</i>	<i>Abd</i>	<i>Density in 339.09 cm²</i>	<i>Density in 1 m²</i>	<i>%</i>	
Araneae	1	0.00	0.09	0.04	1	0.00	0.09	0.05	2
Pseudoscorpionida	3	0.01	0.26	0.11	22	0.06	1.91	1.14	25
Coleoptera	10	0.03	0.87	0.37	5	0.01	0.43	0.26	15
Diptera	24	0.07	2.09	0.89	20	0.06	1.74	1.04	44
Embioptera	3	0.01	0.26	0.11	—	—	—	—	3
Hemiptera	—	—	—	—	2	0.01	0.17	0.10	2
Homoptera	158	0.47	13.74	5.85	28	0.08	2.44	1.45	186
Hymenoptera	3	0.01	0.26	0.11	4	0.01	0.35	0.21	7
Isoptera	7	0.02	0.61	0.26	51	0.15	4.44	2.65	58
Neuroptera	1	0.00	0.09	0.04	—	—	—	—	1
Psocoptera	162	0.48	14.09	6.00	220	0.65	19.13	11.42	382
Richness	11				10				S12
Total	385	1.14	33.48	14.25	369	1.09	32.09	19.16	754
Abundance per site type	2 703				1 925				4 628

0.20, which implies that the communities are very similar, although only in the number of taxa. As stated earlier, both types of communities differ mainly in the number of individuals per taxa. Related to this, the feeding habits of the taxa appear to follow this pattern (Table 3), with the number of taxa in each habit similar, but with differences in abundance.

The families of predators were more abundant at sites without crusts (401 vs. 216). The microphytophages and phytophages were more abundant at sites with crusts (901 vs. 682 and 54 vs. 14, respectively). There were families containing 2 groups, predators and microphytophages, which were more abundant at sites with crusts (24 vs. 13). *Correlation analysis.* Only Linotetranidae, Bdellidae, and Pseudoscorpionida showed a significant correlation with a specific parameter (pore space, phosphorus, and temperature, respectively), when the total abundance (without discrimination between site types) was considered. Aphelacaridae, Linotetranidae, and Homoptera were positively correlated with pH and organic matter (Table 4) when total abundance was taken into account and when

only abundances recorded at the sites with rough crusts were considered. In contrast, they were not positively correlated when only abundance at the sites without crusts were considered.

Organic matter was the parameter with the highest number of positive correlations with abundance recorded at the sites with rough crusts, in which Linotetranidae, Pygmephoridae, Haplochtoniidae, and Homoptera had a $p < 0.05$. The second parameter with positive correlations was nitrogen content, with the same taxa and also at the sites with rough crusts (Table 4).

Discussion

Description of the sampling sites. During September and October, the scrub is usually phenologically very active (León de la Luz et al., 1996; Maya and Arriaga, 1996). However, this was not the case during the sampling period. The lack of foliage, flowers, and fruits, as well as small quantities of litter was a consequence of a prolonged drought.

Table 3. Richness and abundance of the recorded taxa according to the feeding behavior in which were classified

	<i>Rough crusts</i>		<i>Without crusts</i>		<i>Total</i>	
	<i>Richness</i>	<i>Abundance</i>	<i>Richness</i>	<i>Abundance</i>	<i>Richness</i>	<i>Abundance</i>
Predators	7	216	8	401	8	617
Microphytophages	6	901	7	682	9	1583
Predators-microphytophages	3	24	2	13	3	37
Microphytophages-saprophytes	1	1098	1	412	1	1510
Phytophages	2	54	2	14	3	68

Table 4. Values obtained for the correlations between the edaphic parameters and the taxa. The following combination of variables was considered: 1), every edaphic parameter with every taxon, considering abundance in both site types; 2), each edaphic parameter with each taxon, setting aside abundance of each site type. No positive correlations were obtained when estimating each edaphic parameter with the total number of taxa.

Taxon	Edaphic parameter	Value		
Without differentiation		R	df	p
Bdellidae	P	0.69	1.8	0.028
Linotetranidae	Bd	0.65	1.8	0.040
	Pe	0.66	1.8	0.037
	OM	0.88	1.8	0.0006
	N	0.79	1.8	0.005
	Mg	0.64	1.8	0.042
Aphelacaridae	pH	0.68	1.8	0.030
Pseudoescorpionida	Temperature	0.50	1.8	0.027
Homoptera	OM	0.82	1.8	0.003
	N	0.77	1.8	0.009
Rough crusts		R	df	p
Linotetranidae	OM	0.97	1.3	0.009
Paratydeidae	P	0.95	1.3	0.013
morphospecies 1				
Pygmephoridae	OM	0.97	1.3	0.007
	N	0.89	1.3	0.038
Aphelacaridae	pH	0.90	1.3	0.038
Haplochthoniidae	OM	0.96	1.3	0.008
	N	0.90	1.3	0.033
Homoptera	OM	0.92	1.3	0.022
	N	0.93	1.3	0.020
	Ca	0.89	1.3	0.048
Without crusts		R	df	p
Linotetranidae	Humidity	0.70	1.8	0.021
Paratydeidae	pH	0.91	1.3	0.033
morphospecies 1				
Acaridae	Clay	0.99	1.3	0.001
Haplochthoniidae	K	0.92	1.3	0.026
Psocoptera	Na	0.94	1.3	0.019
	K	0.94	1.3	0.019
Diptera	EC	0.88	1.3	0.047
	TDS	0.88	1.3	0.049

All the environmental factors may affect the abundance of microarthropods. Arriaga and Maya (2007) describe the importance of large plants as shade providers, a factor that favors fungal activity in the litter of *J. cuneata* and *F. digueti* and modulate ground temperatures during the day. In summer, temperature could fluctuate on bare ground more than 22 °C. At eroded sites, where the crusts were flat, there was not enough vegetation to provide moderate temperatures; here, microarthropods were not found. This type of crust has less diversity of cyanobacterial morphotypes, characteristics related with earlier successional stages. Furthermore, flat BSC have

less organic matter and are found in disturbed areas (Belnap, 2001b).

The differences found between the site types “rough crusts” and “without crusts” regarding the soil properties may be related precisely to the presence or absence of BSC. Broadly speaking, the sites with a rough crust had more favorable soil conditions for microarthropod community development. The fungi hyphae and filamentous cyanobacteria, which are components of a rough crust, interweave the soil particles (Kieft, 1991; Maya et al., 2002); thus a higher nitrogen content derives from cyanobacteria that fix atmospheric nitrogen (Belnap, 2001a; Maya et al., 2002; Rivera Aguilar et al., 2004). Steinberger (1991) states that feces from microfauna may be a source of nitrogen in these crusts. Together, the lower bulk density results from greater pore space and higher N and OM content. Hence, sites with crusts have better soil structure. Although the soil crusts have higher levels of potassium and phosphorus (Rivera-Aguilar et al., 2004), significant differences in these elements were not found, nor in exchangeable cations. The absence of significant differences in these elements may be tied to the OM content as it serves as a substrate for retention of these cations (Knight, 1991).

Edaphic fauna description. At a broad level, there is a similarity among microarthropods in arid lands of North America, Chile, Africa, and Australia (Noble et al., 1996). Our survey found 7 Acari families in common with the 10 reported by Elkins and Whitford (1984). Other taxa were recorded by Santos and Whitford (1983), Cepeda and Whitford (1990), Noble et al. (1996), Kay et al. (1999). Most families collected are associated with arid environments.

A general pattern in arid lands is the dominance of Prostigmata over Oribatida (Cepeda and Whitford, 1990; Noble et al., 1996; Neher et al., 2009). Oribatid mites are commonly referred to as moss mites or beetle mites because they ingest litter and fungi directly and are commonly more abundant in soils rich in organic matter. In soils with little organic matter, as in arid lands, oribatid mites are replaced by prostigmatid mites, which generally feed by drilling and sucking the cytoplasm of plants, fungi, bacteria, or microfaunal cells.

Among Oribatida, Neher et al. (2009) found 23 families; only 4 were found in our study area. This low diversity could be attributed to the scant litter in the scrub, which is the main source of food for the oribatida. A family that seems to be well adapted to the arid conditions is Aphelacaridae, specifically *Aphelacarus* sp., which was abundant or common in several reports (Wallwork et al., 1986; Cepeda and Whitford, 1990; Noble et al., 1996; Neher et al., 2009).

Another common feature in these micro-environments is the low diversity of Collembola, a group that is usually found in moister conditions (Palacios-Vargas, 1991; Hopkin, 1997); however, some families in this group are adapted to arid conditions. One of these are Isotomidae (Suhardjono and Greenslade, 1994). This was the only family found in the Chihuahuan Desert by Neher et al. (2009) and the colembolan family that had the most individuals, of the 3 families of colembolans found in our study.

Most of the mite families recorded in this study were microphytophages and microphytophages-saprophytes, similar to the findings of Neher et al. (2009). Mites with this preference were more abundant at sites with rough crusts. At sites without crusts, predator families were more abundant. This result suggests that the abundance of microarthropods is closely related to the resources provided in the rough crusts, either protective or feeding. Neher et al. (2009) state that species belonging to Aphelacaridae are strict micro-phytophages. This family was the most abundant in their study within the first 10 cm of soil, where the biomass of fungi and algae was higher. In our study, *A. acarinus* and Linotetranae, which are strict phytophages, were more abundant at the sites with rough crusts.

Among the miscellaneous group, all orders are important in the equilibrium of the soil ecosystem, some of them containing genera that are known to be specific for arid lands. For example, some species of Thysanura survive in habitats with low water content since they absorb atmospheric moisture (McGavin, 2002).

Correlation analysis. In arid ecosystems, where biological processes are mainly controlled by physical and chemical factors more than biological interactions, it is believed that there is less species diversity (Noy-Meir, 1985). Similarly, Schnürer et al. (1985) mentions that the biomass of microorganisms in the soil is proportional to the organic matter content; hence, the mineral soils of arid regions generally support fewer microorganisms. This explains the low microarthropod abundance in the study area in comparison to other environments. Despite the low absolute densities of edaphic microarthropods in arid lands, desert soils can exhibit microarthropod communities that are relatively rich in species, that are, surprisingly well adapted to the stringency of the climate (Wallwork et al., 1984, 1986; Cepeda-Pizzaro and Whitford, 1989). The short length of the body of most of the specimens we captured and their particular shape suggest that some of them are ecomorphic, a phenomenon that implies changes in the morphological and anatomical features adapted to environmental conditions (Palacios-Vargas, 1980). *Folsomides californicus* (Palacios-Vargas and Villarreal-Rosas, 2013), the new species of collembolan found in

this area, can dehydrate and enter an inactive phase called cryptobiosis. This adaptation is not common in terrestrial invertebrates; however, it has been well described in *Folsomides angularis* (Belgnaoui and Barra, 1989).

Even if there are no positive correlations between edaphic properties and the taxa, Jenny (1980) states that biological activity depends on soil characteristics that positively influence water retention. The latter seems to occur at the sites with rough crusts, where total abundances are higher than at the sites without crusts. Some correlations suggest that the dynamics between edaphic parameters and abundances of taxa are different in each site type, even more so, since there were significant differences between each site type in 3 parameters: nitrogen content, density, and pore space. Indeed, the positive correlations were distinctly different between the 2 types of sites.

The relationship between the quantity of litter and organic matter for abundance and diversity of mites has been established by other authors, mainly in the Chihuahuan Desert (Santos and Whitford, 1983; Kamil et al., 1985; Steinberger and Whitford, 1985; Cepeda and Whitford, 1989; Noble et al., 1996). This relationship is supported in our study by the majority of positive correlations between litter abundance at the sites with rough crusts with the organic matter and nitrogen content. The importance of litter, together with other factors, is confirmed by the absence of microarthropods at eroded sites.

To determine if abiotic factors are influencing the structure of the microarthropod communities or if the feeding habits of the taxa are more important, a long term study covering several years on a monthly basis is recommended. In this way, the trigger effect of rainfall on soil biota could also be assessed.

Acknowledgments

We thank C. Silva Bejarano for field assistance, M. Trasviña Castro for soil laboratory assistance, M. L. Jiménez for allowing the use of laboratory facilities, and I. Fogel for essential editorial services; all are at CIBNOR. Blanca Mejía (UNAM) helped mounting techniques for microarthropods. Part of this project was funded by the Conacyt grant CB-2007-80431-R.

Literature cited

- André, H. M., X. Ducarme and P. Lebrun. 2002. Soil biodiversity: myth, reality or conning? *Oikos* 96:3-24.
- Arellano, L. and G. Halffter. 2003. Gamma diversity: derived from and a determinant of alpha diversity and beta diversity. An analysis of 3 tropical landscapes. *Acta Zoológica Mexicana* 90:27-76.

- Arriaga, L. and Y. Maya. 2007. Spatial variability in decomposition rates in a desert scrub of northwestern Mexico. *Plant Ecology* 189:213-225.
- Balogh, J. and P. Balogh. 1988. Oribatid mites of the neotropical region I. *In* The soil mites of the world, Vol. 2, J. Balogh (ed.). Akademiai Kiadó, Budapest. p. 335.
- Belnap, J. 2001a. Microbes and microfauna associated with biological soil crusts. *In* Biological soil crusts: structure, function, and management, J. Belnap and O. L. Lange (eds.). Ecological Studies 150. Springer-Verlag, Berlin. p. 167-176.
- Belnap, J. 2001b. Comparative structure of physical and biological soil crusts. *In* Biological soil crusts: structure, function, and management, J. Belnap and O. L. Lange (eds.). Ecological Studies 150. Springer-Verlag, Berlin. p. 177-192.
- Belgnaoui, S. and J. A. Barra. 1989. Water loss and survival in the anhydrobiotic *Collembola Folsomides angularis* (Insecta). *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol* 26:123-132.
- Cepeda-Pizarro, J. G. and W. G. Whitford. 1989. Species abundance distribution patterns of microarthropods in surface decomposing leaf-litter and mineral soil on a desert atershed. *Pedobiologia* 33:254-68.
- Cepeda, J. and W. G. Whitford. 1990. Microartrópodos edáficos del desierto Chihuahuense, al norte de México. *Folia Entomológica Mexicana* 78:257-272.
- Christiansen, K. and P. Bellinger. 1998. The Collembola of North America: north of the Rio Grande, a taxonomic analysis, Part 1. Grinnell College, Grinnell, IA. 1518 p.
- Coleman, D. C., D. A. Crossley Jr. and P. F. Hendrix. 2004. Fundamentals of soil ecology, second edition. Elsevier Academic Press, San Diego. 408 p.
- Elkins, N. Z. and W. G. Whitford. 1984. The effects of high salt concentration on desert soil microarthropod density and diversity. *Southwestern Naturalist* 29:239-241.
- Hammer, Ø., D. A. T. Harper and P. D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontología Electrónica* 4, 9. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm; last access: 07.III.2012.
- Hopkin, S. P. 1997. Biology of the springtails (Insecta: Collembola). Oxford University Press, New York. 223 p.
- Jenny, H. 1980. The soil resource: origin and behaviour. Springer-Verlag, New York. 377 p.
- Kamil, B. W., Y. Steinberger and W. G. Whitford. 1985. Soil microarthropods from the Chihuahuan Desert of New Mexico. *Journal of Zoology* (London) 205:273-286.
- Kay, F. R., H. M. Sobhy and W. G. Whitford. 1999. Soil microarthropods as indicators of exposure to environmental stress in Chihuahuan Desert rangelands. *Biology and Fertility of Soils* 28:121-128.
- Kethley, J. 1990. Acarina: Prostigmata (Actinedida). *In* Soil biology guide, D. L. Dindal (ed.). Wiley-Interscience, New York. p. 667-756.
- Kieft, T. L. 1991. Soil microbiology in reclamation. *In* Semiarid lands and deserts: soil resource and reclamation, J. Skujins (ed.). Marcel Dekker, New York. p. 209-256.
- Knight, W. G. 1991. Chemistry of arid region soils. *In* Semiarid lands and deserts: soil resource and reclamation, J. Skujins (ed.). Marcel Dekker, New York. p. 81-109.
- León de la Luz, J. L., R. Coria and M. Cruz. 1996. Fenología floral de una comunidad árido-tropical de Baja California Sur, México. *Acta Botanica Mexicana* 35:45-64.
- Magurran, A. E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press, Princeton. 179 p.
- Maya, Y. and L. Arriaga. 1996. Litterfall and phenological patterns of the dominant verstory species of a desert scrub community in north-western Mexico. *Journal of Arid Environments* 34:23-35.
- Maya, Y., A. López-Cortés and A. Soeldner. 2002. Cyanobacterial microbiotic crusts in eroded soils of a tropical dry forest in the Baja California Peninsula, Mexico. *Geomicrobiology Journal* 19:505-518.
- McDaniel, B. 1979. How to know the mites and ticks. Wm. C. Brown, Dubuque, Iowa. 335 p.
- McGavin, G. C. 2002. Entomología esencial. Ariel, Barcelona. 352 p.
- Neher, D. A., S. A. Lewins, T. R. Weicht and B. J. Darby. 2009. Microarthropod communities associated with biological soil crusts in the Colorado Plateau and Chihuahuan Deserts. *Journal of Arid Environments* 73:672-677.
- Noble, J. C., W. G. Whitford and M. Kaliszewski. 1996. Soil and litter microarthropod populations from two contrasting ecosystems in semi-arid eastern Australia. *Journal of Arid Environments* 32:329-346.
- Noy-Meir, I. 1985. Desert ecosystem structure and function. *In* Hot deserts and arid shrublands, A. M. Evenari, I. Noy-Meir and D. W. Goodall (eds.). Elsevier, Amsterdam. p. 93-103.
- Olfert, O., G. D. Johnson, S. A. Brandt and G. Thomas. 2002. Use of arthropod diversity and abundance to evaluate cropping systems. *Agronomy Journals* 94:210-216.
- Palacios-Vargas, J. G. 1980. Problemas taxonómicos en Collembola debidos a la variación intraespecífica. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 23:85-95.
- Palacios-Vargas, J. G. 1983. Catálogo de los colémbolos mexicanos. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 27:61-76.
- Palacios-Vargas, J. G. 1991. Manuales y guías para el estudio de microartrópodos II: Introducción a los insectos sin alas (Protura, Diplura, Collembola, Thysanura). Departamento de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City. 23 p.
- Palacios-Vargas, J. G. and B. E. Mejía. 2007. Técnicas de colecta, montaje y preservación de microartrópodos edáficos. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City. 74 p.
- Palacios-Vargas, J. G. and J. Villarreal-Rosas. 2013. A new Mexican species of *Folsomides* (Collembola: Isotomidae). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84:480-484.
- Rivera-Aguilar, V., I. M. Cacheux and H. Godínez-Álvarez. 2004. Las costras biológicas del suelo y las zonas áridas. *Ciencias* 75:24-27.

- Sandor, M. and A. Maxim. 2008. Considerations concerning the role and functions of soil biodiversity in ecosystems. *ProEnvironment* 1:44-49.
- Santos, P. F. and W. G. Whitford. 1983. Seasonal and spatial variation in the soil microarthropod fauna of the white sands national monument. *The Southwestern Naturalist*. 28:417-421.
- Schenürer, J., M. Clarholm and T. Rosswall. 1985. Microbial biomass and activity in an agricultural soil with different organic matter contents. *Soil Biology and Biochemistry* 17:611-618.
- StatSoft. 1995. STATISTICA data analysis software system and computer manual. Version 6.0. StatSoft, Tulsa.
- Steinberger, Y. 1991. Biology of arid region soils: faunal components. *In* Semiarid lands and deserts: soil resource and reclamation, J. Skujins (ed.). Marcel Dekker, New York. p. 173-192.
- Steinberger, Y. and W. G. Whitford. 1985. Microarthropods of a desert tabosa grass (*Hilaria mutica*) swale. *American Midland Naturalist* 114:225-234.
- Suhardjono, Y. R. and P. Greenslade. 1994. *Folsomides arnoldi* n. sp. (Isotomidae): a new collembolan abundant in arid Australia, with a redescription of *Folsomides denisi* (Womersley). *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales* 114:21-27.
- Wallwork, J. A., B. W. Kamill and W. G. Whitford. 1984. Life styles of desert litter-dwelling microarthropods: a reappraisal based on the reproductive behavior of Cryptostigmatid mites. *South African Journal of Science* 80:163-169.
- Wallwork, J. A., M. MacQuitty, S. Silva and W. G. Whitford. 1986. Seasonality of some Chihuahuan Desert soil oribatid mites (Acari: Cryptostigmata). *Journal of Zoology (London)* 208:403-416.
- Walter, D. E., E. E. Lindquist, I. M. Smith, D. R. Cook and G. W. Krantz. 2009. Order rombidiformes. *In* A manual of acarology, third edition, G. W. Krantz and D. E. Walter (eds.). Texas Tech University Press, Lubbock. p. 233-420.



Modelo de nicho potencial de las madrigueras de *Gopherus flavomarginatus* en la Reserva de la Biosfera de Mapimí

Potential niche model of *Gopherus flavomarginatus* burrows in the Reserva de la Biosfera de Mapimí

Jorge Luis Becerra-López¹, Ulises Romero-Méndez², José Daniel Anadón-Herrera³ y Cristina García-De La Peña^{2✉}

¹Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería, Laboratorio de Ecología de Poblaciones, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Carretera Pachuca-Tulancingo, Km. 4.5, Ciudad del Conocimiento, Colonia Carboneras, 42184 Mineral de la Reforma, Hidalgo, México.

²Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Juárez del Estado de Durango. Av. Universidad s/n, Fraccionamiento Filadelfia, 35010 Gómez Palacio, Durango, México.

³School of Life Sciences, Arizona State University. Tempe AZ 85287 USA.

✉ cristina.g.delapena@gmail.com

Resumen. La tortuga del Bolsón *Gopherus flavomarginatus* permanece gran parte de su vida dentro de sus madrigueras. Mediante el estudio de las características del hábitat necesarias para la construcción de sus refugios se pueden obtener modelos de nicho potencial relacionados directamente con la presencia de esta especie. En una localidad de la Reserva de la Biosfera de Mapimí con características típicas del hábitat de *G. flavomarginatus* se analizó el patrón de dispersión, densidad, elevación, edafología, vegetación, aspecto y pendiente de 151 madrigueras registradas. Se desarrollaron modelos de nicho potencial de las madrigueras con los programas Maxent y ArcMap. Se registraron 2 zonas grandes de alta probabilidad de madrigueras, 1 localizada al oeste de la reserva y la otra al este. El modelo propuesto en este trabajo muestra que las poblaciones de *G. flavomarginatus* construyen sus madrigueras en zonas que bordean los grandes escurrimientos fluviales y que se distribuyen de una manera agrupada a lo largo de la reserva. Con los modelos generados en este estudio se podrán ajustar las áreas en que se presenta el hábitat necesario para la construcción de madrigueras de *G. flavomarginatus*. El manejo adecuado y conservación de esas áreas beneficiará directamente la propia conservación de la especie.

Palabras clave: hábitat, dispersión, densidad, Maxent, ArcMap, conservación.

Abstract. Bolsón tortoises, *Gopherus flavomarginatus*, spend much of their lives in burrows. Understanding the habitat characteristics where they construct their burrow shelters is necessary to develop potential niche models identifying constraints that may influence the distribution of this species. We analyzed dispersion pattern, density, elevation, soil, vegetation, slope, and the aspect of 151 registered *G. flavomarginatus* burrows at the Reserva de la Biosfera de Mapimí. Potential burrow niche models were developed with Maxent and ArcMap software. There were 2 large areas of high probability for burrows, 1 located west and the other to the east of the reserve. The models developed in this study showed that *G. flavomarginatus* populations tended to build their burrows in areas bordering the large pluvial deposition extents and have a clustered distribution along the Reserve. Models generated in this study should work to identify critical habitat areas required for *G. flavomarginatus* to construct burrows. The proper management and conservation of these areas will directly benefit the conservation of this species.

Key words: habitat, dispersion, density, Maxent, ArcMap, conservation.

Introducción

La tortuga *Gopherus flavomarginatus* es una especie catalogada como en peligro de extinción por la Norma Oficial Mexicana 059 (Semarnat, 2010) y considerada como vulnerable en la Lista Roja de la Unión Internacional

para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, por sus siglas en inglés, 2011). Su distribución geográfica histórica comprende el noreste de México (Reptile-DataBase, 2013), siendo endémica de una serie de cuencas aisladas y discontinuas conocidas colectivamente como el Bolsón de Mapimí en el desierto chihuahuense. Actualmente se encuentra confinada a unos cuantos sitios de la Reserva de la Biosfera de Mapimí y sus alrededores, por lo que sus poblaciones presentan una crisis genética por el

Recibido: 12 septiembre 2012; aceptado: 23 enero 2014

aislamiento al que están sometidas (Ureña-Aranda y De los Monteros, 2012).

Esta especie de tortuga utiliza madrigueras como refugio ante las temperaturas extremas, así como para evitar a los depredadores, para el cortejo y la anidación. Los adultos pasan el 99% de su vida dentro de sus madrigueras y permanecen sólo el 1% en la superficie (Adest et al., 1989). Cada individuo presenta una fidelidad alta por el uso de su madriguera, ya que sigue rutas de viaje conocidas y puede volver al mismo sitio de anidación en años sucesivos (Lovich y Daniels, 2000; Daren-Riedle et al., 2008). Estas características hacen posible el estudio de patrones de dispersión y distribución geográfica de *G. flavomarginatus* de manera indirecta mediante la modelación del nicho potencial con base en sus madrigueras. Este modelo utiliza interpolaciones y extrapolaciones para obtener valores de una variable de interés en una ubicación donde no se tienen registros (Krivoruchko, 2012). Existen 2 maneras para estimarlo: la medición directa o modelado físico de las respuestas de los individuos a variables físicas: temperatura, humedad, entre otras; y a partir de la inferencia de los valores de la aptitud de diferentes combinaciones de variables físicas (Martínez-Meyer y Sánchez-Cordero, 2006). En los últimos años se han desarrollado diferentes algoritmos en programas computacionales para modelar el nicho de una especie. Algunos de ellos se basan sólo en datos de presencia; por ejemplo, Maxent y ArcMap; los cuales tienen una enorme utilidad en la ciencia básica y aplicada de la biodiversidad (Anderson, 2012).

En este trabajo se determinó el patrón de dispersión de las madrigueras de *G. flavomarginatus* y se calculó la densidad por hectárea en una localidad con características típicas de su hábitat natural, localidad Tortugas. Además, se registraron las variables de la elevación, edafología, vegetación, aspecto y pendiente de esas madrigueras mediante sistemas de información geográfica para incluirlas junto con variables ambientales, obtenidas de distintas fuentes, en los modelos de nicho potencial dentro de la Reserva de la Biosfera de Mapimí. Con esta información se establecerán aquellas áreas en las que las tortugas potencialmente puedan construir una madriguera y se definirá qué se propone para ser excluidas de cualquier actividad humana en esta reserva para el beneficio de la conservación de *G. flavomarginatus*.

Materiales y métodos

Área de estudio. La Reserva de la Biosfera de Mapimí cuenta con una superficie aproximada de 342 388 ha y se ubica dentro de la región conocida como Bolsón de Mapimí (Fig. 1). La reserva abarca parte de los municipios de Tlahualilo y Mapimí en el estado de Durango, así como

Jiménez en Chihuahua y sierra Mojada en Coahuila. Se localiza a una elevación entre 1 000 y 1 200 m snm en las partes bajas, alcanzando 2 000 m los cerros más altos, con numerosos relieves de origen volcánico o calcáreo, además de ciertas zonas de acumulación de arena que conforman dunas (Semarnat, 2000; Ramírez-Carballo et al., 2005). La temperatura promedio anual es de 25.5° C y predomina un clima desértico semicálido con lluvias de verano (junio a septiembre), con un promedio de precipitación de 145.88 mm (1993-2003). La vegetación predominante son los matorrales rosetófilo y micrófilo, así como la vegetación halófila y gipsófila. Los suelos predominantes son del tipo yermosol, regosol, xerosol, litosol, solonchack y fluvisol (García y Martínez, 2004).

Obtención de datos de las madrigueras. Se estableció 1 km² en la localidad Tortugas (Fig. 1) que se encuentra en el centro-sur del polígono de la Reserva de la Biosfera de Mapimí. Esta área fue dividida en franjas de 100 m de ancho orientadas hacia el norte, con lo que se obtuvo un total de 10 franjas de 1 km de longitud. Se realizó un barrido de cada franja por parte de un equipo de 7-10 personas, con la finalidad de encontrar el mayor número de madrigueras, las cuales se referenciaron geográficamente con GPS.

Análisis de datos de las madrigueras de la localidad Tortugas. Se calculó el índice de dispersión a partir de las madrigueras localizadas mediante el programa ArcMap 9.3.1. (ESRI, 2008). Se utilizó la herramienta Analyzing Pattern de la extensión Spatial Statistics Tool. El cálculo se procesó mediante el índice del vecino más cercano que se basa en el promedio de las distancias euclidianas de cada punto a su colindante más próximo. Para estimar la densidad de las madrigueras, en un mapa con las georreferencias se trazaron de manera aleatoria 30 transectos de 20 m de ancho por 1 000 m de largo, empleando el método de transectos en banda por observación directa (Eberhardt, 1968). La densidad fue calculada mediante la fórmula propuesta por Ralph (1981) para cada transecto: $D = n / 2wL / 10\ 000$, donde D= densidad, n= número de individuos observados, W= mitad del ancho de la banda y L= largo del transecto. Una vez calculada la densidad para cada transecto, se calculó el promedio de densidad por hectárea.

Modelo de nicho potencial actual de las madrigueras de *Gopherus flavomarginatus*. Se cuantificaron las variables de elevación, edafología, vegetación, aspecto y pendiente de las madrigueras de la localidad Tortugas empleando sistemas de información geográfica. Los datos obtenidos se ordenaron en forma de tabla de frecuencia para realizar un análisis de selección de hábitat. Posteriormente, se utilizaron en los modelos de nicho potencial para ponderar las capas en el solapamiento y la reclasificación de los valores. Para modelar el nicho potencial actual de *G.*

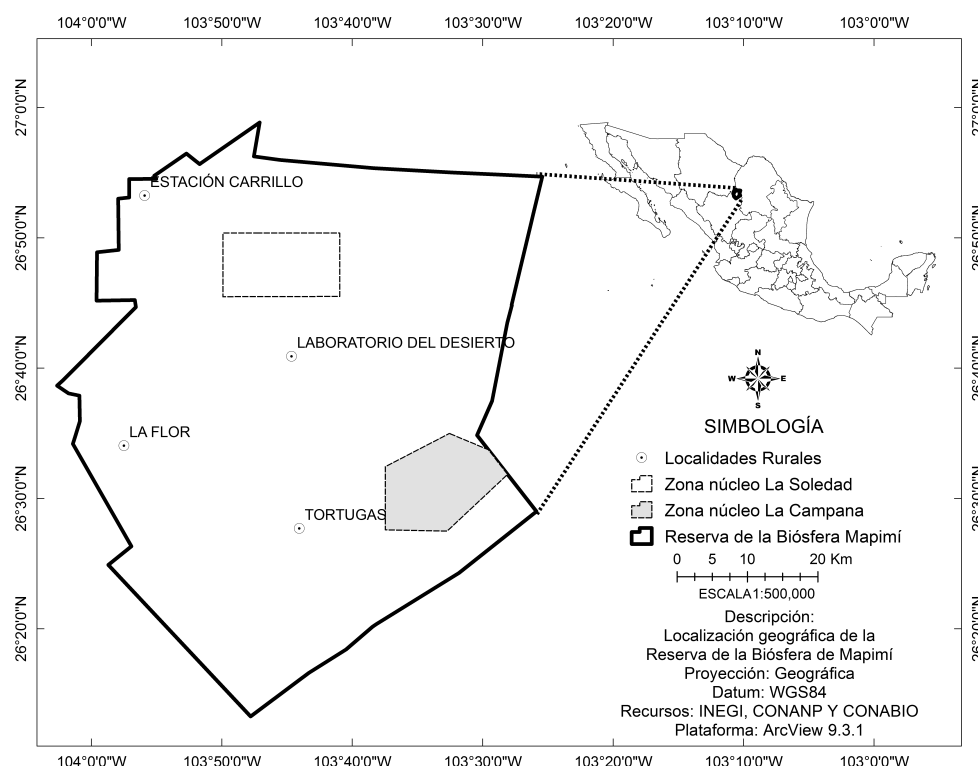


Figura 1. Localización geográfica de la Reserva de la Biosfera de Mapimí.

flavomarginatus se utilizaron 2 programas: Maxent 3.3.3 k (Phillips et al., 2004) y ArcMap 9.3.1 (ESRI, 2008). En ambos casos se utilizaron 25 variables ambientales: 19 coberturas tipo raster obtenidas de Worldclim (Hijmans et al., 2006), una cobertura vectorial y una raster, vegetación y elevación, obtenidas del Instituto Nacional de Estadística y Geografía (Inegi, 2013), una cobertura de uso de suelo y vegetación obtenida del portal de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio, 1998) y 9 registros únicos con referencia geográfica de latitud y longitud obtenidos de la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas Conanp (2013). En el programa Maxent se utilizaron los datos georreferenciados de las 151 madrigueras de la localidad Tortugas, pues este algoritmo requiere de muestras grandes. Las capas vectoriales se convirtieron a formato raster (≈ 350 m por pixel) con la extensión “Converter” de ArcMap, tomando los mismos parámetros de resolución espacial y extensión que la capa de elevación (Inegi, 2013), la cual se utilizó como máscara con la extensión del polígono de la Reserva de la Biosfera de Mapimí. La preparación del corte y la resolución de las coberturas raster se realizó con la extensión “MaxentTools v9.2” de Arctoolsbox, en donde se igualaron el tamaño de pixel (350×350 m) y la extensión de todas las coberturas del modelo. Se añadieron los valores de las 25 variables

ambientales a la tabla de los 9 puntos geográficos con la extensión “Extract value to point” de ArcToolBox del programa ArcMap y se grabaron los valores a la tabla de puntos geográficos de donde se extrajeron los intervalos de tolerancia: máximos y mínimos, e intervalos de frecuencias de las variables elevación, edafología, vegetación, aspecto y pendiente de las madrigueras. La tabla de atributos con los datos ambientales se utilizó para realizar un análisis de correlación bivariada y eliminar aquellas variables que no aporten al modelo o que tengan una alta correlación ($r > 7.5$).

Modelo con Maxent. Para modelar el nicho potencial mediante el programa Maxent, se utilizaron los parámetros especificados por Contreras-Medina et al. (2010) con algunas modificaciones, ya que sólo se generaron 10 réplicas, destinando el 70% de los registros puntuales de la especie para generar el modelo y el 30% restante como datos para la evaluación. Se utilizó la técnica de validación cruzada que consiste en replicar los datos para la elaboración del modelo de comparación y verificar la precisión. Los parámetros utilizados para obtener el modelo fueron el multiplicador de regularización= 1, número máximo de puntos de fondo= 10 000, límite de convergencia= 0.00001 y número máximo de repeticiones= 500.

Modelo con ArcMap. El nicho se modeló mediante una superposición aditiva de capas raster, con las cuales se delimitan las localidades de nicho potencial de una especie con base en el conocimiento de sus límites o rangos de tolerancia ambiental (ESRI, 2012). A estos últimos se les da una ponderación de acuerdo con la importancia de la capa y la abundancia de puntos sobre el polígono y se extraen las celdas de las capas raster siguiendo una búsqueda lógica. Las capas de salida contienen sólo los valores de las celdas o píxeles extraídos de la capa de entrada y las capas de salida son las que se usan en el proceso de superposición.

El modelo se calibró utilizando un mapa de distribución histórica con 28 puntos georreferenciados de la especie (Fig. 2), 9 puntos georreferenciados obtenidos de la Conanp (2013) y 19 puntos georreferenciados obtenidos de Gatica y Aguirre (2010). Los 28 puntos del mapa de distribución histórico se evaluaron geográficamente utilizando el programa Google Earth® para depurar información imprecisa de la distribución de los puntos georreferenciados. Posteriormente, se realizó un análisis de concordancia visual contrastando el mapa histórico y el modelo de nicho potencial actual. De esta forma, se obtuvo el mapa de mejor ajuste.

Para determinar la precisión de los 2 modelos, se tomó como referencia el área bajo la curva (AUC) obtenida por medio de curvas ROC. En ArcMap, además de la curva ROC se obtuvo la precisión del modelo en porcentaje utilizando el valor indicador que resultó del proceso de validación cruzada, relacionando el total de puntos surgidos de la validación cruzada y el total de puntos positivos en el indicador. Para determinar la variable; elevación, edafología, vegetación, aspecto y pendiente de las madrigueras; que más aporta al modelo, se utilizó el cuadro de estimaciones de las contribuciones relativas de las variables ambientales del modelo Maxent. Para definir la primera estimación en cada iteración del algoritmo de entrenamiento, el aumento en la ganancia de regularizados se agrega a la contribución de la variable correspondiente, o se resta de ésta si el cambio en el valor absoluto de lambda es negativo.

Resultados

De acuerdo con el índice de dispersión del vecino más cercano (0.74), se determinó un patrón de dispersión agregado para el conjunto de las 151 madrigueras registradas en la localidad Tortugas ($z = -5.94$, $p < 0.0001$;

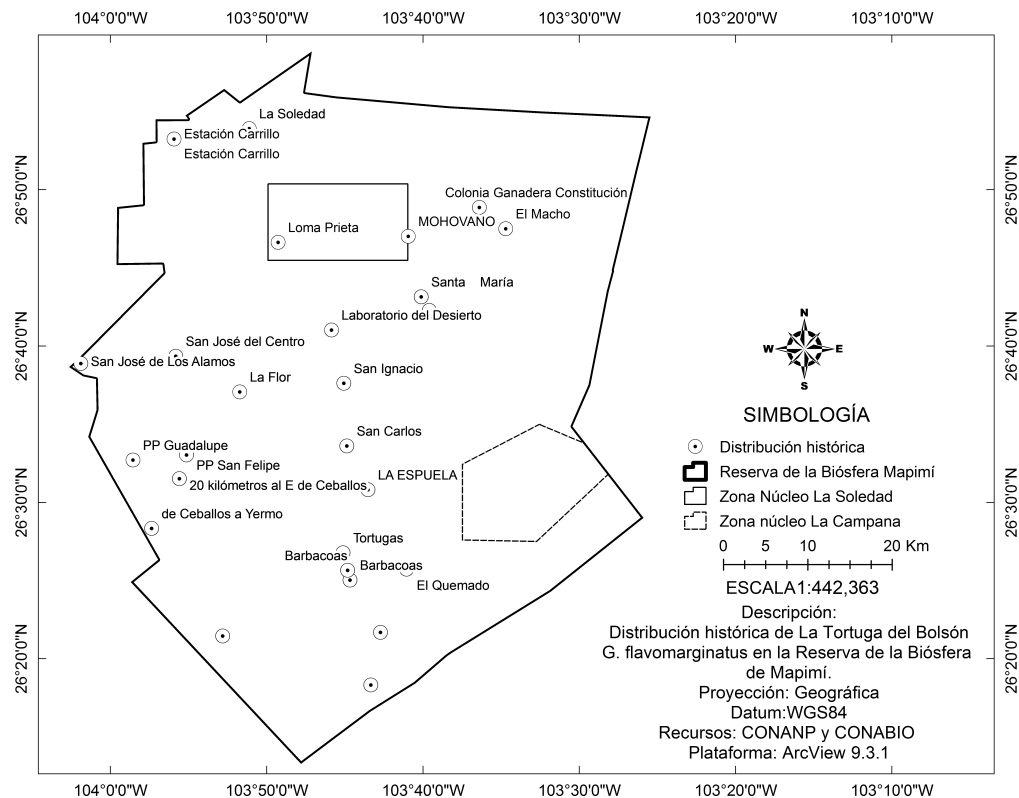


Figura 2. Distribución histórica de *Gopherus flavomarginatus* en la Reserva de la Biosfera de Mapimí.

Fig. 3). La densidad absoluta fue de 1.75 madrigueras/ha para la localidad Tortugas.

El 16.5% de las madrigueras se encontraron distribuidas en elevaciones de 1 130 a 1 133 m snm, un 78% de 1 134 a 1 138 m snm y un 4.7% de 1 139 a 1 140 m snm. El 90.7% de las madrigueras se encontraron distribuidas en pendientes de 0.00 a 1.31° de inclinación, mientras que el 9.3% se encontraron de 1.45 a 2.21. El 92% de las madrigueras se distribuyeron en laderas orientadas hacia el norte (32 madrigueras) y suroeste (107 madrigueras) de 0.00 a 270°, y un 8% fueron encontradas en laderas orientadas hacia el noroeste (7 madrigueras) de 278.13 a 315°.

Se registró un solo tipo de vegetación para la localidad Tortugas: matorral desértico micrófilo. Tomando en cuenta las 9 localidades proporcionadas por Conanp (2013), se registró el matorral desértico micrófilo, el pastizal halófilo y vegetación de desiertos arenosos. El 92.1% de las madrigueras (139) se encontraron en el tipo de suelo SCadso+LV yeso+CL yeso/2, el 6.6% (10) en SCyeso+LV yeso+GY yeso/3 y el 1.3% (2) en RGca+CL yeso/2R.

Las variables que resultaron de mayor importancia para el modelo fueron la elevación, la edafología y la vegetación (Cuadro 1). El modelo de nicho potencial en Maxent presentó un área bajo la curva (AUC) de 0.996,

mientras que en ArcMap fue de 0.999. La precisión del modelo de nicho potencial en ArcMap fue de 99% según el análisis del indicador de la validación cruzada. El análisis de concordancia visual entre el modelo ArcMap y la distribución histórica dio una precisión de 96.42%, tomando en cuenta todas las áreas de probabilidad. Considerando sólo las áreas de máxima probabilidad se calculó un 82.14% de precisión. En Maxent resultó el 85.71% de precisión, tomando en cuenta todas las áreas de probabilidad y 10.71% considerando las áreas de máxima probabilidad. El modelo de nicho potencial actual

Cuadro 1. Estimaciones de contribuciones relativas de las variables ambientales al modelo de nicho potencial de las madrigueras de *Gopherus flavomarginatus* obtenidas en Maxent

Variable	Porcentaje de contribución	Importancia en la permutación
Elevación	37.6	5.7
Edafología	28.5	33.2
Vegetación	21.2	58.3
Aspecto	11.1	1.5
Pendiente	1.7	1.2

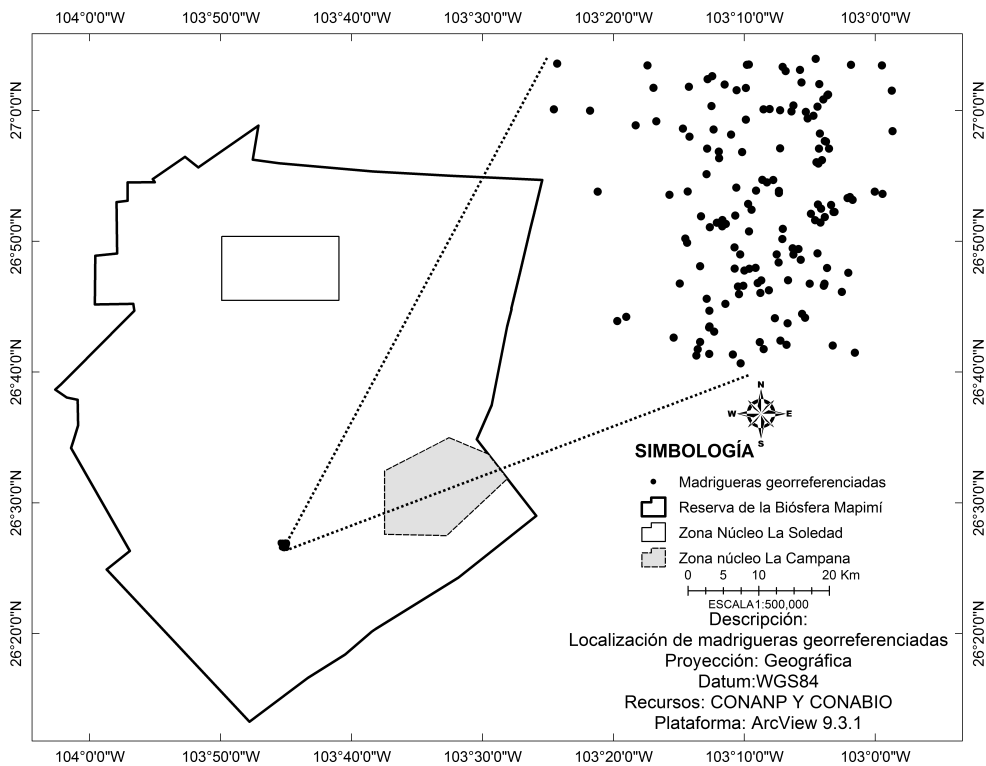


Figura 3. Madrigueras georreferenciadas de *Gopherus flavomarginatus* en la Reserva de la Biosfera de Mapimí.

en ArcMap (Fig. 4), registró un área encerrada total de 1 739.78 km². A partir del modelo de nicho potencial se calcularon un total 2 656 localidades de nicho potencial en la Reserva de la Biosfera de Mapimí, es decir, potencialmente puede haber 2 656 madrigueras de tortugas en la reserva. Con el modelo Maxent se observó que las zonas de máxima probabilidad forman 2 grandes franjas que recorren la reserva longitudinalmente: una franja localizada al oeste que cruza la localidad rural conocida como La Flor, y la otra, se localiza al este de la reserva y cruza la localidad Tortugas (Fig. 5). Las zonas de máxima probabilidad suman 560.103 km².

Discusión

Se determinó un patrón de dispersión agregado de las madrigueras de la tortuga *G. flavomarginatus* que sugiere una asociación positiva entre los miembros de la población (Krebs, 2001). Aguirre et al. (1984) y Bury et al. (1988) mencionan que las madrigueras en el área de Tortugas en la Reserva de la Biosfera de Mapimí parecen estar relacionadas con la vegetación de tipo matorral (*Larrea tridentata* y *Prosopis glandulosa*) y pastizal (*Hilaria*

mutica). Aresco y Guyer (1999) comentan que los cambios en la cobertura vegetal alrededor de las madrigueras de la tortuga *G. polyphemus* pueden dar como resultado el abandono de éstas en ciertos hábitats. Esto sugiere que la selección de microhábitats para establecer la madriguera puede estar influenciada por el tipo de vegetación. En este trabajo la variable vegetación fue una de las que más contribuyó en el modelo.

En este trabajo se contaron 151 madrigueras dentro de 1 km² y se calcularon 1.75 madrigueras/ha, en la localidad Tortugas. En el presente trabajo se calcularon 2 656 madrigueras para una zona que abarca 1 739.78 km² que representa el 50.6% de la Reserva de la Biosfera de Mapimí. Esto indica que las diferencias en tipo de vegetación, elevación y edafología ejercen influencia en el número de madrigueras de cada población. Según Morafka (1982), *G. flavomarginatus* se puede encontrar a elevaciones entre 1 000 y 1 300 m. En este trabajo se encontraron elevaciones que van de 1 130 a 1 140. Sin embargo, se tomaron en cuenta los puntos registrados por Conanp (2013), donde se registraron elevaciones que van desde 1 102 m snm hasta 1 171 m snm. Se registró que la elevación es una variable muy importante en la

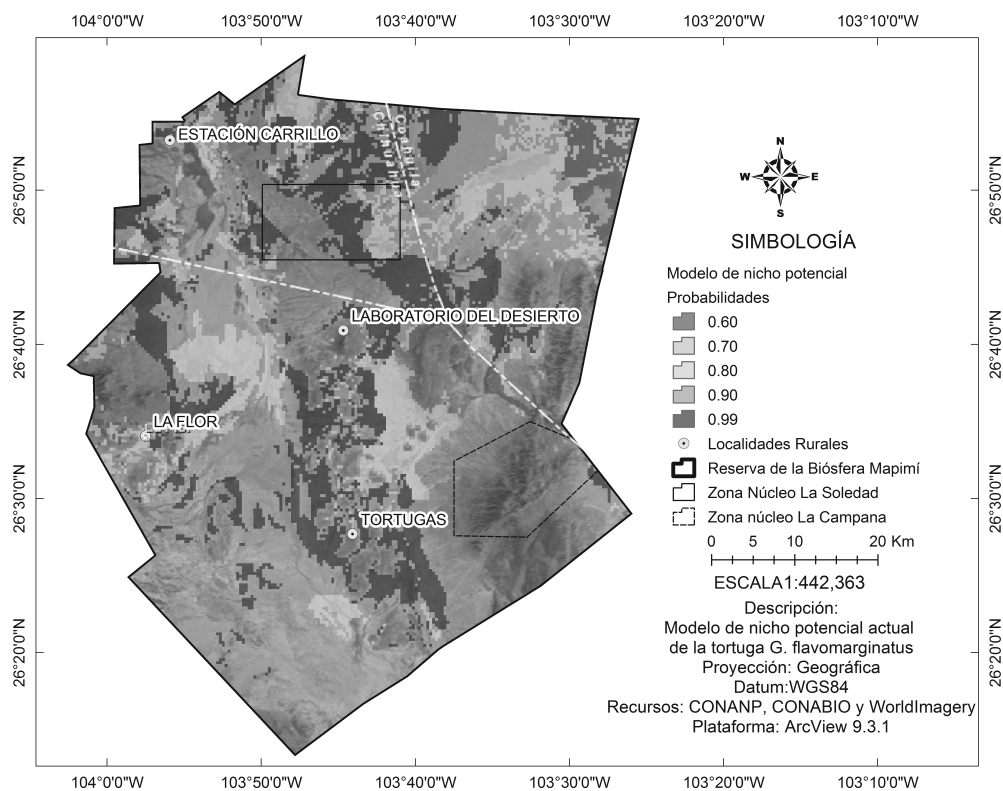


Figura 4. Modelo de nicho potencial de las madrigueras de *Gopherus flavomarginatus* en la Reserva de la Biosfera de Mapimí realizado en ArcMap.

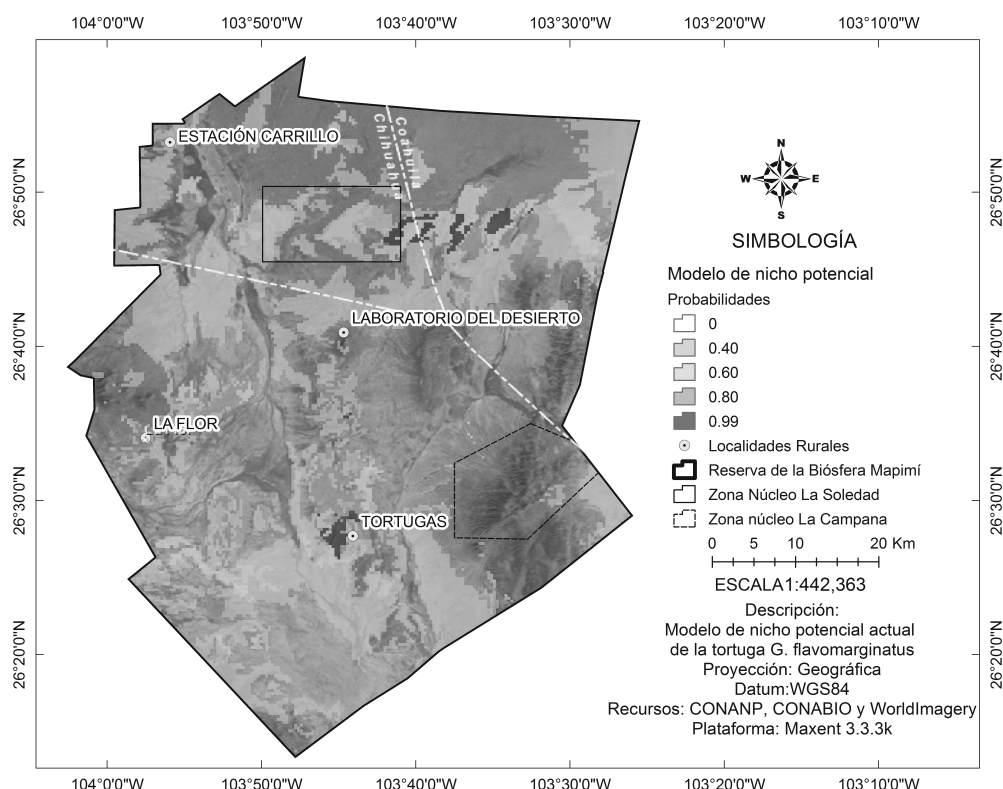


Figura 5. Modelo de nicho potencial de las madrigueras de *Gopherus flavomarginatus* en la Reserva de la Biosfera de Mapimí realizado en Maxent.

distribución del nicho potencial de *G. flavomarginatus*. Legler (1959) la describió como la tortuga que vive a los márgenes de los escurrimientos o ríos, lo cual supone que hace sus madrigueras en lomeríos a los márgenes de los escurrimientos fluviales para evitar la inundación de sus madrigueras, lo que corresponde con los resultados de este trabajo. Al utilizar los datos surgidos de los 9 puntos georreferenciados por Conanp (2013), junto con los 151 puntos de las madrigueras tomados en campo, el modelo resultó muy estrecho y no correspondía con los 28 puntos de referencia. Se decidió usar los datos de los resultados de Morafka (1982) delimitando la elevación a 1 300 m snm, con lo cual se afinó la correspondencia entre puntos históricos y zonas de máxima probabilidad del modelo de nicho potencial.

Lieberman y Morafka (1988) documentaron que los suelos con tamaño de grano intermedio, buen drenaje y pendientes ligeras parecen tener la mayor cantidad de madrigueras de *G. flavomarginatus*, las cuales están ausentes de las partes más altas donde la inclinación de las pendientes es de más de 2.5 o 3°. En este trabajo la pendiente es una de las variables que menos aportan al modelo, pero delimita la densidad de las madrigueras, a las cuales se

les encuentra bordeando las zonas de los escurrimientos. La pendiente registrada de 0 a 2.21 dibuja un rango muy estrecho que provocaba que el modelo de nicho potencial no correspondiera con el mapa de distribución histórica, por lo que se tomó el rango de pendientes de Morafka (1982) que va de 0° a 3° de inclinación, con lo cual la correspondencia fue más afín.

Los resultados obtenidos en el presente trabajo muestran similitudes con lo encontrado por los autores ya mencionados, en donde la selección de tipo de suelo, elevación, inclinación de la pendiente y orientación de la ladera aparentemente son factores determinantes para la presencia o ausencia de madrigueras. De acuerdo con lo observado en el área de estudio, la preferencia de *G. flavomarginatus* para construir sus madrigueras en orientaciones de la ladera con dirección suroeste, presumiblemente está asociado con los escurrimientos fluviales (arroyos), los cuales presentan una dirección que va de este a oeste y, con ello, probablemente disminuye la posibilidad de inundación de las madrigueras en temporada de lluvia. Asimismo, esta preferencia implica ventajas térmicas de la estructura, tomando como referencia que elegir laderas con orientación suroeste ofrece a las

madrigueras una mayor exposición al sol durante el ocaso, lo cual favorece su termorregulación.

Según Morafka (1982) el zacate tobozo es uno de los vegetales que más consume la tortuga del Bolsón y se puede suponer que las poblaciones más densas de esta especie se pueden encontrar en las áreas denominadas como “zona de transición eólica fluvial con arcos de vegetación y matorral abierto” (Gómez-Pompa y Dirzo, 1995), dominado por *H. mutica*, *Opuntia rastrera*, *P. glandulosa*, *L. tridentata*, *Sporolobus spiciformis* y *Sida leprosa*.

En este trabajo las tortugas tuvieron una preferencia por el tipo de suelo SOLONCHACK-(arídico-sódico)+LUVISOL-(yémico-sódico)+CALCISOL-(yémico-sódico)/con textura media, con presencia de 139 madrigueras que representan el 92.1% del total. También se encontraron 10 madrigueras en el tipo de suelo SCYeso+LV yeso+GY yeso/3 y 2 madrigueras en RGca+CL yeso/2R. Lo anterior sugiere que la tortuga del desierto puede estar utilizando diferentes tipos de suelo, pero en donde mayormente se le encuentra es el que está asociado a los márgenes de los escurrimientos fluviales.

Martínez-Cárdenas (2006) realizó un modelo de nicho potencial actual utilizando el modelo D² (distancias de Mahalanobis) y calculó un área de nicho potencial actual con un área encerrada de 2 571.85 km² lo que corresponde al 45% de área total de la reserva. En este estudio se calculó un área encerrada con el modelo de nicho potencial actual en ArcMap de 1 739.78 km², un área encerrada más cercana a lo inferido por Morafka (1982) que calculó un área de 2 000 km². De acuerdo con el análisis de concordancia visual entre el modelo y las localidades conocidas, el modelo realizado por Martínez-Cárdenas (2006) tuvo una precisión de 85.71%. El modelo generado en el presente estudio con ArcMap tuvo una precisión de 96.42%. Se infiere que las 28 localidades georreferenciadas de *G. flavomarginatus* deberían caer en zonas de alta precisión, pues son áreas donde se sabe que existe la tortuga, así que se realizó la comparación y resultó que el modelo de Mahalanobis tuvo un 35.71% y el modelo realizado con ArcMap tuvo un 82.14% de precisión. Tomando en cuenta sólo las áreas de máxima precisión a partir del modelo de nicho potencial se calcularon un total 2 656 localidades potenciales en la Reserva de la Biosfera de Mapimí, es decir, puede haber 2 656 madrigueras de tortugas en la reserva. Esto concuerda con los cálculos de Gatica y Aguirre (2010) quienes estimaron 2 000 tortugas para esta reserva.

Según el modelo de nicho potencial realizado en Maxent se registraron 2 grandes zonas de alta probabilidad de madrigueras: una localizada al oeste de la reserva y la otra al este. El modelo surgido en este trabajo muestra que las poblaciones de *G. flavomarginatus* construyen sus madrigueras en zonas que bordean los grandes

escurrimientos fluviales y que se distribuyen de una manera agrupada a lo largo de la reserva. La calibración de mapas mediante el análisis de concordancia visual, comparando las localidades conocidas no incluidas en el modelo y el modelo generado, es un método alternativo para establecer la precisión de los modelos de una manera sencilla.

En conclusión, con la información de nicho potencial de las madrigueras de *G. flavomarginatus* generada en este estudio se podrán ajustar las áreas en que se presenta el hábitat necesario para la construcción de madrigueras. El manejo adecuado y conservación de esas áreas beneficiará directamente la conservación de la especie.

Agradecimientos

A la Conanp, encargada de la administración de la Reserva de la Biosfera de Mapimí, así como a sus locatarios por todas las facilidades proporcionadas para llevar a cabo este trabajo.

Literatura citada

- Adest, G. A., G. Aguirre-León, D. J. Morafka y J. V. Jarchow. 1989. Bolsón tortoise (*Gopherus flavomarginatus*) conservation: I. Life history. *Vida Silvestre Neotropical* 2:7-13.
- Aguirre, G., G. A. Adest y D. J. Morafka. 1984. Home range and movement patterns of the Bolsón tortoise, *Gopherus flavomarginatus*. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.) 1:1-28.
- Anderson, R. P. 2012. Harnessing the world's biodiversity data: promise and peril in ecological niche modeling of species distributions. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1260:66-80.
- Aresco, M. J. y C. Guyer. 1999. Growth of the tortoise *Gopherus polyphemus* in slash pine plantations of south-central Alabama. *Herpetologica* 55:499-506.
- Bury, R. B., D. J. Morafka y C. J. McCoy. 1988. Part I. Distribution, abundance, and status of the Bolsón tortoise. In *The ecogeography of the mexican Bolsón tortoise (Gopherus flavomarginatus): derivation of its endangered status and recommendations for its conservation*, D. J. Morafka y C. J. McCoy (eds.). *Annals Carnegie Museum, Pittsburgh*. p. 5-30.
- Conabio (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). 1998. Uso de suelo y vegetación de Inegi agrupado por Conabio. Escala 1:1,000,000. Modificado de: Inegi- INE (1996). *Uso del suelo y vegetación*, escala 1:1,000,000. México.
- Conanp (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). 2013. Anexo 2. Protocolo de Monitoreo No. 6: Monitoreo de la Tortuga del Bolsón (*Gopherus flavomarginatus*) en la Reserva de la Biosfera de Mapimí, en los estados de Durango, Chihuahua y Coahuila. p. 1-12.
- <http://www.conanp.gob.mx/programas/pdf/Anexo%20%20Protocolo%20%20RB%20Mapimi.pdf>; última consulta:

- 16.X.2013.
- Contreras-Medina, R., I. Luna-Vega y C. A. Ríos-Muñoz. 2010. Distribución de *Taxus globosa* (Taxaceae) en México: modelos ecológicos de nicho, efectos del cambio del uso de suelo y conservación. *Revista Chilena de Historia Natural* 83:421-433.
- Daren-Riedle, J., R. C. Averill-Murray, C. L. Lutz y D. K. Bolen. 2008. Habitat use by Desert Tortoises (*Gopherus agassizii*) on alluvial fans in the Sonoran Desert, South-Central Arizona. *Copeia* 2008:414-420.
- Eberhardt, L. L. 1968. Transect methods for population's studies. *Journal of Wildlife Management* 42:1:31.
- ESRI (Environmental Scientific Research Institute). 2008. ArcGIS 9.3.1. . Redlands, California.
- ESRI (Environmental Scientific Research Institute). 2012. ArcGIS 10.1. Redlands, California.
- García, G. I. y J. G. Martínez. 2004. Caracterización de la Reserva de la Biosfera de Mapimí mediante el uso de sistemas de información geográfica. *Memorias del IV Simposio Internacional sobre la Flora Silvestre en Zonas Áridas*. Universidad Autónoma de Chihuahua-Universidad de Sonora. p. 369-377.
- Gatica, C. A. y G. Aguirre. 2010. Ficha técnica de *Gopherus agassizi*. In *Diagnóstico de algunas especies de anfibios y reptiles del norte de México*, C. A. Gatica (comp.). Laboratorio de Ecología y Biodiversidad Animal, Instituto de Ciencias Biomédicas, Universidad Autónoma de Ciudad Juárez. Bases de datos SNIB-Conabio. Proyecto No. CK007. México, D. F.
- Gómez-Pompa, A. y R. Dirzo. 1995. Reservas de la biosfera y otras áreas naturales protegidas de México. Instituto Nacional de Ecología, Semarnap y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. (Edición digital: Conabio, 2006).
- Hijmans, R. J., S. E. Cameron y J. L. Parra. 2006. WorldClim global climate layers, version 1.4. Disponible en WorldClim Database: www.worldclim.org; última consulta: 25.III.2011.
- Inegi (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). 2013. Continuo de elevaciones mexicano 3.0 (CEM 3.0). Resolución 15 m × 15 m. Datum ITRF92 época 1988.0, elipsoide GRS80, coordenadas geográficas. Generado en ArcGIS 10.1.
- IUCN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza). 2011. IUCN Red List of Threatened Species, versión 2011.1. <http://www.iucnredlist.org>, última consulta: 16.X.2013.
- Krebs, C. J. 2001. *Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance*. Quinta edición. Benjamin Cummings. San Francisco. 695 p.
- Krivoruchko, K. 2012. Empirical bayesian kriging implemented in ArcGIS geostatistical analyst. *ArcUser, The Magazine for Esri Software Users*. ESRI. p. 6-10.
- Legler, J. M. 1959. A new tortoise genus *Gopherus*, from north central Mexico. *University of Kansas Publications of the Museum of Natural History* 11:335-343.
- Lieberman, S. S. y D. J. Morafka. 1988. Part II. Ecological distribution of the Bolsón tortoise. In *The ecogeography of the Mexican Bolsón tortoise (Gopherus flavomarginatus): derivation of its endangered status and recommendations for its conservation*, D. J. Morafka y C. J. McCoy (eds.). *Annals Carnegie Museum*. p. 31-46.
- Lovich, J. E. y R. Daniels. 2000. Environmental characteristics of desert tortoise (*Gopherus agassizii*) burrow locations in an altered industrial landscape. *Chelonian Conservation and Biology* 3:714-721.
- Martínez-Cárdenas, A. 2006. Evaluación del hábitat de la tortuga de Mapimí (*Gopherus flavomarginatus*) en la Reserva de la Biosfera de Mapimí, Durango, México. Tesis, Instituto de Ecología A. C. Xalapa, Veracruz, México. 85 p.
- Martínez-Meyer, E. y V. Sánchez-Cordero. 2006. Uso de datos de colecciones mastozoológicas. *Colecciones mastozoológicas de México*. AMMAC. 177-186.
- Morafka, D. 1982. The status and distribution of the Bolsón tortoise (*Gopherus flavomarginatus*). In *North American tortoises: conservation and ecology*, B. E. Bury (ed.). United States Department of the Interior, Fish and Wildlife Service, Washington D. C. p. 71-94.
- Phillips, S. J., M. Dudik y R. E. Schapire. 2004. A maximum entropy approach to species distribution modeling. In *Proceedings of the 21st International Conference on Machine Learning*, ACM Press, New York. p. 655-652.
- Ralph, C. J. 1981. Terminology used in estimating numbers of birds. In *Estimating numbers of terrestrial birds: studies in avian biology*, C. J. Ralph y J. M. Scott (eds.). *Studies in Avian Biology* 6. p. 577- 578.
- Ramírez-Carballo, H., I. García-Gutiérrez y J. G. Martínez-Rodríguez. 2005. Caracterización participativa de agostaderos degradados en un predio de la Reserva de la Biosfera de Mapimí. *Memorias del II Simposio Internacional de Manejo de Pastizales*. 20-21 abril, 2005. INIFAP-Gobierno del Estado de Zacatecas-Zacatecas A. C. p. 274-280.
- Reptile-DataBase. 2013. *Gopherus flavomarginatus*. <http://reptile-database.reptarium.cz/species?genus=Gopherus&species=flavomarginatus>[02/09/2013 12:48:26 a. m.]; última consulta: 16.X.2013.
- Semarnat (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2000. DOF (Diario Oficial de la Federación). Decreto por el cual se declara como área natural protegida, con el carácter de reserva de la biosfera, la región denominada Mapimí del 17 de noviembre de 2000. México.
- Semarnat (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación*. 30 de Diciembre del 2010, México.
- Ureña-Aranda, C. A. y A. E. De los Monteros. 2012. The genetic crisis of the mexican Bolsón tortoise (*Gopherus flavomarginatus*: Testudinidae) Amphibia-Reptilia 33:45-53.



Population genetic structure of Mexican Magnificent Frigatebirds: an integrative analysis of the influence of reproductive behavior and sex-biased dispersal

Estructura genética poblacional de la fragata común en México: un análisis integrativo de la influencia del comportamiento reproductivo y de la dispersión sesgada entre sexos

Axayácatl Rocha-Olivares^{1✉} and Mónica González-Jaramillo^{1,2}

¹Laboratorio de Ecología Molecular, Departamento de Oceanografía Biológica, Centro de Investigaciones y Estudios Superiores de Ensenada, Carretera Ensenada-Tijuana Núm. 3918, 22860 Ensenada, Baja California, Mexico.

²Departamento de Ecología y Sistemática Terrestres, El Colegio de la Frontera Sur, Avenida Rancho Polígono 2a, Parque Industrial Lerma, 24500 Campeche, Campeche, Mexico.

✉ arocha@cicese.mx

Abstract. The Magnificent Frigatebird (*Fregata magnificens*) is a monogamous, widespread, neotropical, pelagic seabird with low flight costs, high dispersal capacity, sex-biased dispersal, and female mate choice. Here, we adopt an integrative approach to evaluate the influence of behavior, male-biased philopatry, female choice, and geographic distance as non-physical barriers to dispersal acting on the genetic structure of magnificent frigatebirds in the 4 largest Mexican breeding colonies. We integrate ecological dispersal observations from tagging studies, analyses of maternally and biparentally inherited genetic markers, and group-structured population modeling. Mitochondrial DNA (matrilineal) and randomly amplified polymorphic DNA (biparental) data provided evidence of genetic differentiation between ocean basins, as well as among Eastern Pacific breeding colonies, and absence of a genetic pattern of isolation by distance. Our ecological, genetic, and modeling results are concordant with the expected effects of sex-biased philopatry and female mate choice as non-physical barriers to interbreeding, and suggest that geographic distance does not play a significant role in the genetic distinction of breeding colonies. The genetic differentiation found between Eastern Pacific and Caribbean, as well as that among Eastern Pacific breeding colonies is of consequence for the management plans and conservation measures of the Magnificent Frigatebird in the region.

Key words: barriers to dispersal, behavior, *Fregata magnificens*, group-structured population model.

Resumen. La fragata común (*Fregata magnificens*) es un ave marina monógama, ampliamente distribuida, neotropical y pelágica, con bajos costos de vuelo, alta capacidad de dispersión, dispersión sesgada por sexo y selección de pareja por parte de la hembra. Aquí, adoptamos una aproximación integrativa para evaluar la influencia del comportamiento, la filopatria sesgada hacia los machos, la selección de pareja por parte de las hembras y la distancia geográfica como barreras no físicas para la dispersión, actuando en la estructura genética de las fragatas comunes de las 4 colonias reproductivas más grandes de México. Integramos observaciones ecológicas de dispersión, producto de estudios de marcaje, análisis de marcadores genéticos heredados maternal y biparentalmente, y modelos poblacionales de estructura de grupos. Los datos de ADN mitocondrial (matrilineales) y de ADN polimórfico amplificado al azar (biparentales) proporcionaron evidencia de la diferenciación genética entre cuencas oceánicas, y entre las colonias reproductivas del Pacífico oriental, así como de la ausencia de un patrón genético de aislamiento por distancia. Nuestros resultados ecológicos, genéticos y de modelaje son concordantes con los efectos esperados de filopatria sesgada por sexo y de selección por parte de las hembras como barreras no físicas para el entrecruzamiento, y sugieren que la distancia geográfica no juega un papel significativo en la distinción genética de las colonias reproductivas. La diferencia genética encontrada entre el Pacífico oriental y el Caribe, así como entre las colonias reproductivas del Pacífico, es relevante para los planes de manejo y las medidas de conservación de la fragata común en la región.

Palabras clave: barreras para la dispersión, comportamiento, *Fregata magnificens*, modelo poblacional de estructura de grupos.

Recibido: 22 junio 2013; aceptado: 08 enero 2014

Introduction

Physical, ecological and behavioral mechanisms are responsible for the presence of genetic differentiation among populations; hence their understanding is central for the identification of barriers that promote breeding isolation. In some highly dispersive seabird species, strong genetic differentiation among populations may occur in spite of their ability to breach obvious physical barriers, such as landmasses. This implies the action of non-physical barriers disrupting gene flow (Friesen, 2007; Friesen et al., 2007). In the absence of physical barriers to dispersal, geographic distance may prevent panmixia provided that individual movements are shorter than the whole distributional area of the species, thereby favoring an isolation by distance model (Wright, 1943). More specifically, since seabird breeding colonies are often discontinuously distributed, sex-biased movements of migrating individuals are restricted to adjacent colonies similar to a stepping stone model (Kimura, 1953), because establishment in familiar surroundings increases the chance of breeding success (Rockwell and Barrowclough, 1987). Furthermore, usually monogamous birds show male-biased philopatry and female-biased dispersal (Liberg and Von Schantz, 1985), and most seabird species exhibit different mating patterns and strategies, as opposed to the common random mating assumption in genetics (Sugg et al., 1996). Both sex-biased philopatry and mate selection have a prime influence on population structure and genetic variation (Chesser, 1991a; Chesser, 1991b).

Sex-biased mating patterns and breeding dispersal are social behaviors that promote genetic variation, within and between neighboring colonies, and both influence the average relatedness (i.e., coancestry) of colony members, usually among those of the philopatric sex (Sugg et al., 1996; Ross, 2001). Because in seabird species with high dispersal capability, such as frigatebirds, distance per se seems an unlikely mechanism for restricting gene flow, genetic structure has been related to behavioral factors promoting breeding isolation, such as sex-specific post-breeding movement patterns and mating preferences (Dearborn et al., 2003; Cohen and Dearborn, 2004; González-Jaramillo and Rocha-Olivares, 2011; Hailer et al., 2011). Assessing the influence of the breeding system and sex-biased dispersal on the genetic structure of populations can be achieved with the complementary use of genetic markers with different types of inheritance (e.g., biparental nuclear DNA and matrilineal mitochondrial DNA, Scribner et al., 2001).

The Magnificent Frigatebird (*Fregata magnificens*, hereafter frigatebird) is a high concern (Kushlan et al., 2002), sequentially monogamous (Diamond, 1972;

Diamond, 1973), long-lived (> 40 years for Fregatidae Family; Madsen et al., 2007a), colonial, pelagic seabird, that breeds in tropical and subtropical Eastern Pacific and American Atlantic Oceans. In the Eastern Pacific, frigatebirds nest from Ecuador, including Galapagos Islands, to Baja California and in the American Atlantic from Brazil, including Cape Verde Islands, to the northern Gulf of Mexico (Harrington et al., 1972; Harrison, 1983). It is the only species of the family Fregatidae that breeds in the Caribbean (Nelson, 1975). In Mexico, the largest breeding frigatebird colonies are in Santa Margarita (24°25' N, 111°07' W), Tunitas (25°00' N, 108°10' W), and Isabel (21°51' N, 105°54' W) islands in the Eastern Pacific Ocean, as well as in Contoy island (21°27' N, 86°46' W) in the Caribbean Sea (Fig. 1). Because frigatebirds have high dispersal capability (Weimerskirch et al., 2006) and low flight costs (Harrington et al., 1972; Pennycuik, 1983; Weimerskirch et al., 2003), they can fly from one ocean to another, breaching physical barriers such as the Panama Isthmus (Hailer et al., 2011). Nevertheless, this species exhibits male-biased breeding philopatry (González and de la Cueva, 2007), male site fidelity (Osorno, 1996), female mate choice (Madsen et al., 2004; Madsen et al., 2007a; Madsen et al., 2007b), as well as female-biased parental care investment for their single altricial chick (up to 17 months vs. 3 months for males, Osorno, 1999; Osorno and Székely, 2004). The resulting breeding cycle, biennial for successful females and annual for males (Diamond, 1975; Osorno, 1996), and its breeding characteristics and behavior are of consequence for population genetics (Sugg et al., 1996; Ross, 2001).

Previous genetic surveys of frigatebird populations have underlined the importance of behavioral mechanisms as responsible for the observed patterns of differentiation. Using analyses of mitochondrial DNA (mtDNA) and nuclear loci, Hailer et al. (2011) unraveled the long-term isolation and endemism of the Galapagos frigatebird breeding colony relative to other colonies in the Pacific coast of Panamá, Colombia and in the Caribbean; finding no genetic heterogeneity among the latter. In that study, only 5 historical museum specimens (4 collected in 1895 and 1 in 1961) from the Pacific coast of Mexico were genetically analyzed (only for mtDNA). On the other hand, González-Jaramillo and Rocha-Olivares (2011) focused their mtDNA sequence analyses on contemporaneous organisms from the major frigatebird Mexican breeding colonies, 3 in the Pacific and 1 in the Caribbean, finding genetic differentiation between Pacific and Caribbean Mexican breeding colonies, but none among the Pacific colonies. Contrasting as they are, these 2 studies are not directly contradictory as both suggest behavior as a prime cause of the detected genetic differentiation between

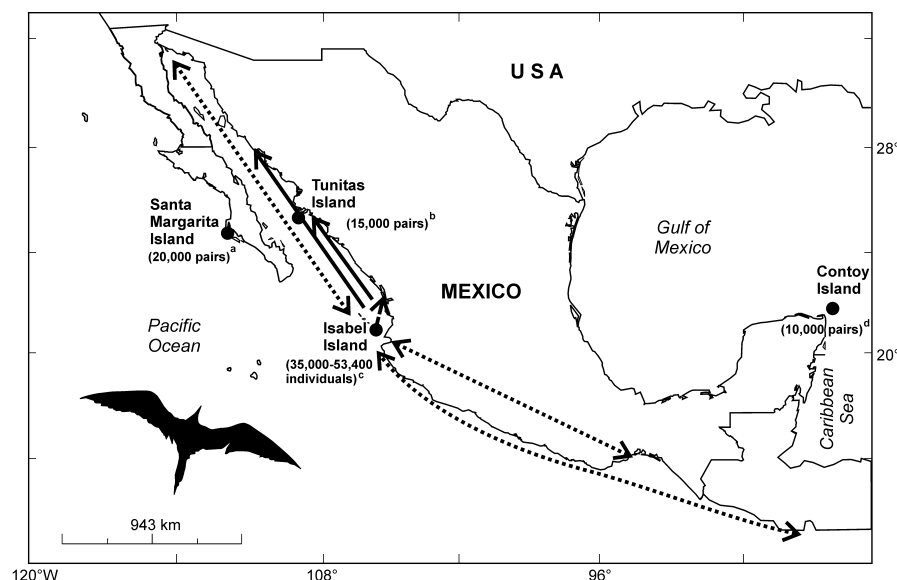


Figure 1. Breeding colonies and census numbers of frigatebirds *Fregata magnificens* in Eastern Pacific and Caribbean Sea, México, analyzed in this study. ^aMoreno and Carmona (1988), ^bCarmona and Daneman (1994), ^cMadsen (2005). Trajectories of banded or satellite tracked organisms are indicated by arrows (solid line: females, dotted lines: males). Photograph by R.S. Quintero-Félix.

colonies (Galapagos vs. Pacific coast of Panama, and Pacific vs. Caribbean, respectively). Furthermore, they did not involve the same breeding colonies, as there was no geographical overlap in genetic analyses. Nevertheless, the question remains as to whether the patterns found in the mtDNA sequences relating to the differentiation of Mexican Caribbean and Pacific colonies, and the lack of differentiation among the latter, also extend to bi-parentally inherited nuclear markers or are constrained to the matrilineal mitochondrial genome.

Randomly Amplified Polymorphic DNAs (RAPDs) are bi-parentally inherited anonymous nuclear markers that have been successfully used in bird population genetics studies (e. g., Geese, Horn et al., 1996; Storm Petrels, Paterson and Snyder, 1999; Vireos, Zwartjes, 1999; Iberian Imperial eagle, Padilla et al., 2000). They allow the analysis of a large number of loci using short (10 base-pair long) synthetic primers of random sequences to PCR-amplify and can randomly sample the genome more completely than other nuclear markers based on specific coding regions (Hadrys et al., 1992; Lynch and Milligan, 1994; Parker et al., 1998). On the other hand, the use of RAPDs has been criticized on the basis of its sensibility to a variety of PCR artifacts that can limit their reproducibility across amplification experiments (Hadrys et al., 1992; Parker et al., 1998). Nevertheless, experimental steps can be taken to overcome this problem and increase the reliability

and accuracy of genotypes, such as standardizing and optimizing amplification conditions, as well as replicating the amplification in independent runs. This helps in the selection of reliable and consistent loci, eliminating those that are prone to scoring error (see Zwartjes, 1999). Thus, RAPD markers have been successfully used to reliably detect avian population structure (Haig et al., 1994; Haig et al., 1996), provided strict amplification protocols ensuring band consistency are followed, such as the ones used in this study.

In light of the limited understanding of the evolutionary and ecological forces shaping the genetic structure of Mexican frigatebird breeding colonies, in this study we integrate published and unpublished ecological (reproductive and dispersal) and genetic (nuclear and mitochondrial) data to test with increased power the influence of non-physical barriers in the genetic structure of the species. Specifically, integrating mitochondrial (control region sequences) and nuclear (RAPDs) markers will allow us to use uni- and bi-parental inheritance group-structured models that explicitly incorporate breeding ecological variables to infer relevant population genetic parameters such as female and male dispersal (Chesser, 1991b; Chesser, 1991a; Chesser and Baker, 1996; Scribner and Chesser, 2001). We propose that the evidence of genetic structure at different spatial scales, not only between ocean basins, but also among Pacific breeding

colonies, will strengthen the hypothesis that behavior and not physical barriers, such as distance or land masses, will be the prime force limiting gene flow among reproductive colonies of this species.

Materials and methods

Frigatebird tagging and blood collection. As part of this and other studies (Madsen, 2005; González and de la Cueva, 2007; Madsen et al., 2007a; Madsen et al., 2007b; González-Jaramillo et al., 2010; González-Jaramillo and Rocha-Olivares, 2011), almost 2 800 frigatebirds nesting in Isabel Island were banded on the left wing (numbered nylon yellow canvas tags 20 × 8 cm and 10.8 gr) and ringed using numbered metal rings on the left tarsus from 1998 to 2003. Six satellite radio-transmitters were fitted on the backs of 3 banded males and 3 banded females in 1999 (V. Madsen pers. comm.). A record of the tagged and tracked frigatebirds at Isabel Island was kept during the following years from 2000 through 2005 breeding seasons (see González and de la Cueva, 2007; González-Jaramillo et al., 2010). In addition, a record of opportunistic resightings of banded frigatebirds reported by several birdwatchers along the Mexican Pacific was kept in order to document dispersal patterns from Isabel island. The other colonies were visited once during the 2004 breeding season in search of banded breeding frigatebirds; during April in Santa Margarita and Tunitas Islands in the Mexican Eastern Pacific and during March in Contoy Island in the Mexican Caribbean. At that time, blood samples ($n=99$) were collected by extracting blood from the brachial vein of adult female ($n_f=14$) and male ($n_m=15$) frigatebirds nesting in Santa Margarita, Tunitas ($n_f=13$, $n_m=14$) and Isabel ($n_f=8$, $n_m=9$) islands, as well as adults ($n_f=10$, $n_m=8$) and juveniles ($n_j=8$) on Contoy island (Fig. 1).

DNA isolation and genetic analyses. This study is based on the same blood samples used in González-Jaramillo and Rocha-Olivares (2011), where methodological details about DNA extraction can be found. Mitochondrial sequences from the second half of conserved domain II and the entire highly variable domain III of the mitochondrial control region were produced as part of our previous study (González-Jaramillo and Rocha-Olivares, 2011). For RAPD marker development, one organism from each breeding colony was assayed with 20 primers (Kit C, Operon Technologies, Inc., www.eurofinsdna.com) alone and in combinations in order to identify their ability to amplify bright, distinct and easily scorable bands. Reactions were optimized for DNA template amount and thermal cycling. RAPD amplifications (25 μ l) included 60 ng of genomic DNA, 10mM Tris-HCl, 50mM KCl, 1.5mM MgCl₂, 0.25mM each dNTPs, 0.12 μ M each primer

(Operon), 0.001% gelatin and 0.75 U *Taq* Hot start DNA polymerase (New England Biolabs). We used 2 different amplification cycles: (1) 3 min at 94° C and 45 cycles of 15 s at 94° C, 30 s at 30° C, 90 s at 72° C, and 7 min at 72° C for individual primers; and (2) 3 min at 94° C and 65 cycles of 1 min at 94° C, 1 min at 33° C, 2 min at 72° C, and 7 min at 75° C for primer combinations. Amplifications were screened in 1.5% agarose gels stained with ethidium bromide, run for 3 h at 4V.cm⁻¹ (0.5X TBE) with a negative control reaction and using a DNA molecular weight marker (Hi-Lo, Bionexus Inc.).

One individual primer (OPC-9 [5' CTC ACC GTC C-3']) and 2 combinations (OPC-1 [5'-TTC GAG CCA G-3'] + OPC-2 [5' GTG AGG CGT C-3']; and OPC-19 [5'-GTT GCC AGC C-3'] + OPC-20 [5'-ACT TCG CCA C-3']) produced 9 consistent bands: OPC-9=2; OPC-1 + OPC-2= 2; and OPC-19 + OPC-20= 5 (Fig. 2). We based our quality control protocol on Zwartjes (1999) to improve the stringency and the consistency of our genotyping: 1) DNA samples of the 99 frigatebirds were independently amplified twice with each primer and primer combinations and fragments of the same molecular weight were identified using a constant reference ladder; 2) loci from different replicates were scored in separate gels as present (visible dominant allele 1) or absent (null allele 0) per individual per locus and results were compared between replicates; 3) repeatability was checked by considering as repeatable only bands that amplified consistently in independent replicate amplifications, hence 100% of the alleles analyzed were deemed repeatable and reliable by this criterion (Table 1).

Breeding parameters. We estimated the following breeding parameters for the group-structured model (Chesser and Baker, 1996; Chesser, 1998): (*b*) mean number of mates per male ($b=1.0$, in case of frigatebirds given their socially consecutive monogamy breeding system –i.e., males mate with only 1 female each breeding season, even though they may differ between breeding seasons) –; (*k*) mean progeny per female that survives to reproduce, assuming a minimum breeding female lifespan of 35 years and a life span > 40 years (Madsen et al., 2007a), and including all the possible female productivities (0, 0.1, 0.2, 0.3, 0.4 and 0.5 chicks per year) multiplied by the nesting success (0.17, Osorno, 1996) and by the fledging survival rate up to breeding age ($\hat{\phi}=0.62$; González and de la Cueva, 2007); (σ_k^2) variance of *k*; mean number of females (*n*) and variance (σ_n^2), and mean number of males (*m*) based on census at each breeding colony (Fig. 1); and (*l*) mean number of male mates per female ($l=1$, assuming single paternity; Chesser and Baker 1996).

Genetic structure analyses. In order to assess the level of genetic structure using RAPDs, we first used the

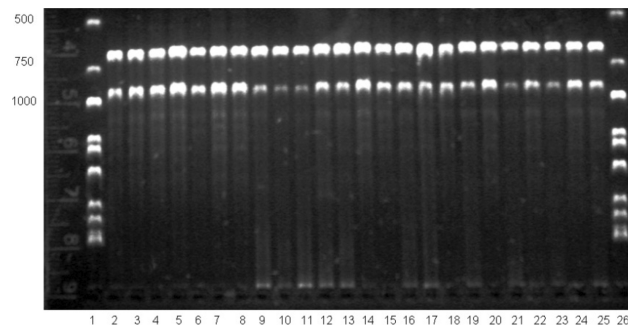


Figure 2. RAPD amplification using OP-9 primer of DNA frigatebird *Fregata magnificens* samples from Tunitas breeding colony, Mexican Eastern Pacific. Lanes 1 and 26 contain a DNA ladder, ladder molecular weight and assigned numbers of frigatebird samples are indicated in the horizontal and vertical axes respectively.

program *RAPDistance* v1.04 (Armstrong et al., 1995) to compute a matrix of genetic distances between binary genotypes from all populations. We estimated Excoffier et al. (1992) inter-genotypic distance metric: $d = n \cdot (1 - (n_{11}/n))$, where n is the total number of RAPD loci in 2 genotypes being compared, and n_{11} is the number of bands present (scored 1) in both genotypes. A distance-based approach allows the quantitative assessment of these data in the presence of dominance without the assumption of Hardy-Weinberg or linkage equilibria. We computed Φ_{ST} ,

Table 1. RAPD binary genotypes of Mexican frigatebirds *Fregata magnificens*. Band patterns were scored as present (visible allele 1) or absent (null allele 0) per locus (L) per individual

Binary	Loci								
genotypes	L1	L2	L3	L4	L5	L6	L7	L8	L9
R1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
R2	1	1	1	0	1	1	1	1	1
R3	1	1	1	1	1	1	1	1	0
R4	1	1	1	0	0	0	0	1	0
R5	1	1	1	0	1	0	0	1	0
R6	1	1	1	1	1	0	1	1	1
R7	1	1	1	1	0	0	0	1	0
R8	1	1	1	1	1	0	0	1	0
R9	1	1	1	1	1	1	0	1	0
R10	0	1	1	1	1	0	1	1	1
R11	0	1	1	1	1	0	0	1	0
R12	0	1	1	1	1	1	1	1	1
R13	1	1	1	0	0	0	1	0	0
R14	1	1	1	1	0	0	1	0	1
R15	1	1	1	1	1	1	1	0	1
R16	1	1	1	0	0	1	1	1	1
R17	1	1	1	1	1	0	1	1	0
R18	1	1	1	1	0	0	0	1	1

which is a molecular analog of F_{ST} , as implemented in the program *Arlequin* v3.5.1.2 (Excoffier et al., 2005), using the matrix of inter-genotype Excoffier et al. (1992) distances as Euclidian distances. Two AMOVAs were initially performed to estimate the following molecular variance components: *i*) among the 4 breeding colonies (populations): Santa Margarita, Tunitas, Isabel and Contoy to test for overall panmixia (Φ_{ST}^{ALL}); and *ii*) a nested AMOVA decomposing the molecular variance between 2 “groups”: the Eastern Pacific group (Santa Margarita, Tunitas and Isabel) and the Caribbean sample (Contoy); among populations within groups and within populations. In addition, pairwise Φ_{ST} were also computed between colonies. The Benjamini and Yekutieli False Discovery Rate method (B-Y FDR, Benjamini and Yekutieli, 2001) was used to adjust significance for multiple comparisons. In order to complement AMOVA Φ_{ST} analyses, which are not specifically designed for dominant markers such as RAPDs, we adopted 2 model-based approaches based on Bayesian inference and Markov Chain Monte Carlo (MCMC) simulations to assess the level of genetic structure. These specifically incorporate the uncertainty in the identifiability of genotypes and allele frequencies introduced by dominance. First, we computed the statistic θ^B to assess differentiation at the same hierarchical levels of the AMOVAs above. θ^B is an F_{ST} analog derived from a Bayesian hierarchical model appropriate for dominant markers, given that it incorporates the uncertainty of the magnitude of inbreeding into F_{ST} estimates (Holsinger, 1999; Holsinger et al., 2002). We ran the f -free model, which is independent of assumptions regarding the inbreeding coefficient (f), whose estimation is unreliable from dominant markers. We report values of $\theta^{(n)}$, which is a θ^B -statistic better suited in estimating the proportion of genetic diversity due to differences among contemporaneous populations. Simulations were carried out with the program *Hickory* v1.1 (Holsinger and Lewis, 2007) with default parameters (burn-in= 5 000, sample= 100 000, thin= 20) and each run was independently replicated ($n= 10$) to assess consistency and convergence of the sampler. Second, we used the model-based Bayesian clustering assignment method implemented in the program *STRUCTURE* v2.3.4 (Pritchard et al., 2000), in which a number of population clusters (K) of individuals are delineated on the basis solely of their multilocus genotypes using a Bayesian approach. The model accounts for the existence of linkage and Hardy-Weinberg equilibria by introducing population structure and attempts to find the groupings (i.e., clusters) that maximize linkage and genotypic equilibria (Pritchard et al., 2000). We used the statistic ΔK of Evanno et al. (2005) to estimate the most likely number of clusters inherent in our data using values

of $K=1-6$. MCMC simulations were carried out using the STRUCTURE model extended to dominant markers that incorporates a new update step into the algorithm accounting for the uncertainty introduced by dominance in the ascertainment of genotypes by assessing likelihoods based on the probabilities of all possible genotypes (Falush et al., 2007). All MCMC simulations of the correlated allele-frequencies and admixture model sampler were independently replicated ($n=10$) and run for a length of 10^6 steps with the first 10^4 discarded as burn-in to assure independence from initial conditions.

In order to assess the influence of geographic distance among breeding colonies on the genetic structure of frigatebirds, we tested for isolation by distance by performing a Mantel test correlating the matrix of pairwise Φ_{ST} values and the corresponding geographic linear distances between pairs of colonies using Arlequin v3.5.1.2 (Excoffier et al., 2005).

Gene flow estimations. We estimated gene flow (Nm) levels using different approaches. A first-order estimation was obtained assuming Sewall Wright's island model of population structure and using Φ_{ST} and θ^B as F_{ST} analogs in: $Nm = [(1/F_{ST}) - 1]/4$, where: F_{ST} is the probability that 2 alleles chosen at random are identical by descent within the same population, and Nm is gene flow in number of effective migrants per generation (see Slatkin and Barton, 1989). This approach, however, has been questioned on the grounds that the assumptions behind the island model are seldom met in natural populations (Whitlock and McCauley, 1999). Hence, we adopted an alternative approach (Bielawski and Pumo, 1997) modified from Slatkin's (1981) method to graphically estimate lower and upper bounds of gene flow for frigatebirds. The graphic method involves plotting the observed conditional average marker frequencies $p(i)$ as a function of i/d , where i refers to the number of demes, which total d , in which an allele is present (i.e., occupancy number in Slatkin, 1981) and comparing them to theoretical curves numerically simulated by the model. Maximum qualitative estimates were based on null markers whereas minimum estimates were determined by ignoring null markers and treating all rare dominant markers as homozygous, thereby overestimating rare marker frequencies (Bielawski and Pumo, 1997).

Integrative group-structured population model. We used recently derived theory developed for group-structured populations to integrate ecological (reproductive) and genetic (nuclear and mitochondrial) data into a model allowing us to estimate male (d_m) and female (d_f) dispersal rates from uni- and bi-parentally inherited markers (Chesser and Baker, 1996; Chesser, 1998). The model analyzes the accumulation of coancestry among individuals within reproductive groups as affected by the mating system, the

mean and variance in the number of progeny produced in each mating, and the movement of individuals among groups. The relevant parameters are the probability that a randomly selected pair of mates would come from the same population:

$$\eta = [\sigma_n^2 + n(n-1)] / n(ns - 1),$$

where σ_n^2 is the variance in the mean number mates per group (n) and s is the number of groups (Chesser and Baker, 1996, Eq. 5) and the probabilities that a random pair of progeny are born from the same female ψ_f (Chesser and Baker, 1996, Eq. 1) or from the same male ψ_m (Chesser and Baker, 1996, Eq. 2-4), which in case of monogamy and single paternity reduce to $\psi = \psi_m = \psi_f$, where: $\psi = [\sigma_k^2 + k(k-1)] / k(ks - 1)$, where σ_k^2 is the variance in the mean progeny per female that reproduces (k) and s is the number of groups (Chesser and Baker, 1996, Eq. 1). With this information exact equations are available for the degree of matrilineal genetic structure (Φ_{ST}^{mtDNA}) and the female effective population size (N_e^{mtDNA}) as a function of d_f , ψ , and η (Eqs. 3 and 4, Scribner et al., 2001). The expression of matrilineal genetic structure can be used to solve for d_f as: $d_f = \psi(1 - \Phi_{ST}^{mtDNA}) / \Phi_{ST}^{mtDNA} [1 - \psi(1 - \eta) - \Phi_{ST}^{mtDNA} \eta]$ (Chesser and Baker, 1996, Eq. 16) and the female effective population size is $N_e^{mtDNA} = 1 / (d_f \eta \Phi_{ST}^{mtDNA})$ (Chesser and Baker, 1996, Eq. 12). Hence, empirical mtDNA data can be used to derive an explicit estimate of female dispersal accounting for the observed Φ_{ST} . No analogous exact equation is available to express d_m as a function of reproductive parameters using data derived from nuclear biparental genetic markers (i.e., RAPDs in our case); instead, a numerical simulation approach is necessary to solve for d_m and diploid effective population size ($N_e^{nuclear}$). Simulations involve numerically iterating the transition equations of Chesser and Baker (1996, Eqs. 27-28) to simulate inbreeding (F_{t+1}), coancestry (θ_{t+1}), and gene correlation among breeding groups (α_{t+1}) as a function of (F_t , θ_t , α_t), where t is time in generations. We followed Scribner and collaborators (Scribner and Chesser, 2001; Scribner et al., 2001) to implement simulations using increasingly higher d_m values from 0 in 0.01 increments. For each d_m , asymptotic values of F_{ST} and $N_e^{nuclear}$ were derived after 10 000 generations, where $N_e^{nuclear} \approx [4 - \eta(1 + 3 F_{IS})] / 6\eta(F_{ST} - F_{IS})$, where $F_{IS} = (F - \theta) / (1 - \theta)$ and $F_{ST} = (\theta - \alpha) / (1 - \alpha)$ at asymptotic equilibrium and η is as defined above. After each of the d_m iterations, the simulated F_{ST} was compared to the empirical value to assess convergence or departure. Transition equations were used until simulated estimates converged on the observed F_{ST} (i.e., Φ_{ST} or θ^B from RAPDs). Initial conditions for all simulations were $F_0 = \theta_0 = \alpha_0 = 0$.

Results

Dispersal and breeding ecology. Of the almost 2 800 banded frigatebirds on Isabel island, a resighting record was obtained for 870 (males, $n=506$; females, $n=364$) from 1998 to 2003, of which 64% ($n=324$) of the banded males and 49% ($n=178$) of the females returned to the breeding colony at least 1 year after they were tagged (González and de la Cueva, 2007). No banded breeding frigatebirds from the Isabel colony were found breeding on Santa Margarita, Tunitas, or Contoy islands during our fieldwork in 2004. Nevertheless, 3 banded females were observed breeding in Bahía Santa María, adjacent to the Tunitas colony (R. S. Quintero-Félix and A. Castillo pers. comm.), but details about resighting data were unavailable. From 1995 to 2012, 24 banded frigatebirds (21 males and 3 females) have been reported flying over the Mexican Eastern Pacific coast: in the upper Gulf of California during 1995 and from 2001 to 2003 (16 males and 3 females; J. C. Pérez y S. Jauregui, pers. comm.); and on the coasts of Oaxaca in 2004 (1 male; T. Trilar, pers. comm.); Sonora in 2010 (1 male; J. Cruz-Nieto, pers. comm.) and Nayarit in 2010 (1 male; C. Contreras, pers. comm.) and in 2012 (1 female; K. Fry and C. Contreras, pers. comm.). Two of the 3 post-breeding satellite tracked males banded in 1999 on Isabel island, which were recorded flying over the Eastern Pacific coast as far as Nicaragua (Lee and Osorno, unp. data), returned to the Isabel breeding colony at least 1 year after being marked (2000-2001 breeding season) and in the next breeding season (2001-2002) (Fig. 1). These birds were no longer recorded on the island from 2002 to 2005. The third satellite-tracked male could only be tracked for a few days because of failure of the transmitter, during which time it remained close to the colony (Lee and Osorno, unp. data). The 3 satellite tracked females moved over Nayarit's coast during chick rearing and after chick fledging (Lee and Osorno, unp. data), and were not resighted on Isabel island from 2000 to 2005 breeding seasons.

Estimated breeding parameters and breeding probabilities were: *i*) mean progeny per female that survive to reproduce ($k=0.9225$) and variance of k ($\sigma_k^2=0.476$); *ii*) mean number of females ($n=8\,997$) and variance ($\sigma_n^2=1.5335 \times 10^6$), and mean number of males ($m=8\,826$); *iii*) the probability that a randomly selected pair of mates would come from the same population was: $\eta=0.255$, and *iv*) the probability that a random pair of progeny were born from the same female and the same male was: $\psi=5.30 \times 10^{-5}$. Finally, using Chesser and Baker's (1996) model and a global $\Phi_{ST}^{mtDNA}=0.0182$, obtained from our control region data (González-Jaramillo and Rocha-Olivares,

2011), we estimated the female rate of dispersal as $d_f=0.0029$ (Table 2).

Genetic structure. A total of 18 binary genotypes involving 9 loci were scored among 99 frigatebirds, of which genotype R1 was the most abundant in all localities. Six genotypes were shared among colonies (R1, R2, R6, R7, R8, R9; Fig. 2). Except for R1, genotypes found on Santa Margarita were only shared with the rest of Eastern Pacific colonies. On the other hand, except for R2 shared with Isabel island, the rest of Contoy genotypes were private. However, the proportion of private genotypes decreased from the Caribbean to the Pacific Contoy (66%), Isabel (55%), and Tunitas (37%) (Fig. 3). Fixation indices yielded largely congruent results regarding the patterns of genetic structure; however, the Bayesian model-based $\theta^{(II)}$ yielded values twice or larger than Φ_{ST} obtained from the AMOVAs. Depending on the statistic, a small (i.e., $<10\%$) but significant 5.5 to 16% of the molecular variance was accounted for by differentiation among the 4 frigatebird breeding colonies ($\Phi_{ST}^{ALL}=0.055$, $p=0.004$; $\theta^{(II)ALL}=0.163$, $p<0.05$, Table 3a). A hierarchical nested AMOVA confirmed this finding and provided support for the genetic distinction among the 3 Pacific colonies ($\Phi_{SC}=0.048$, $p=0.03$; $\theta^{(II)}=0.175$, $p<0.05$, Table 3b). However, grouping the 4 colonies into 2 unbalanced groups (a Pacific group composed of 3 colonies and a Caribbean group including 1 colony) produced a smaller and non-significant inter-group fixation index ($\Phi_{CT}=0.015$, $p=0.25$, Table 3b). This relates to the very small power of the test given that the significance for this variance component is computed by shuffling at random entire colonies between groups (Excoffier et al., 1992). Indeed, with 4 samples and 2 groups there are only 7 possible unordered combinations, thus any random outcome has a probability of occurrence of 0.14, which represents the smallest p-value. In order to address that problem, we computed inter-basin differentiation by grouping Pacific genotypes into one sample and computing a Φ_{ST} between both samples (i.e., Pacific vs.

Table 2. Breeding ecology parameter values used in the group-structured genetic model of Chesser and Baker (1996). See text for details

Parameter	Value
d_m	simulated
d_f	0.0029
η	0.2547
D	simulated
B	simulated
ψ	0.0001
ϕ_m	0.0000
ϕ_w	1.0000

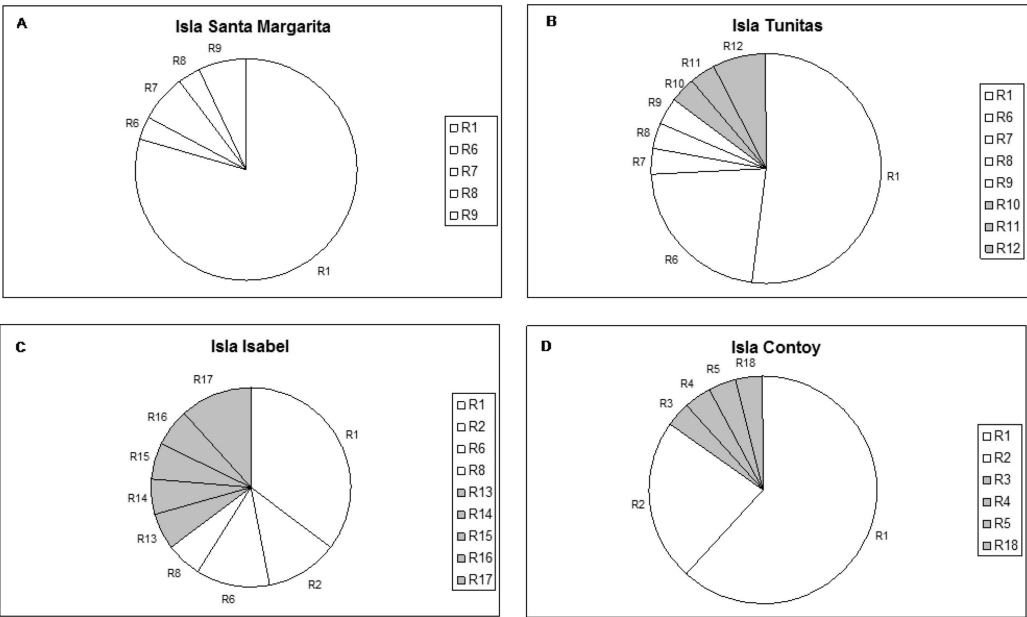


Figure 3. Frequency of RAPDs genotypes in the 4 largest Mexican breeding colonies of frigatebirds *Fregata magnificens*: Isla Santa Margarita, Isla Tunitas and Isla Isabel (Eastern Pacific Ocean), and Isla Contoy (Caribbean Sea). White slices are shared genotypes and grey slices are private genotypes.

Caribbean). This produced a small but significant fixation index accounting for 4.8% of the molecular variance between basins ($\Phi_{ST}^{PvsC} = 0.048$, $p = 0.03$, Table 3c), a differentiation confirmed by the considerably larger index derived from Bayesian simulations ($\theta^{(II)PvsC} = 0.140$, $p < 0.05$). Pairwise Φ_{ST} values ranged from 0.012 between Isabel and Tunitas to 0.154 between Santa Margarita and Isabel, and most were significant individually but only the latter remained so ($p = 0.003$) after applying the B-Y FDR correction. On the other hand, pairwise $\theta^{(II)}$ were all larger than 0.13 and none of the Bayesian credibility intervals overlapped zero. In general, they varied proportionally to Φ_{ST} , except for the comparisons of Tunitas with Isabel

and with Contoy that were much larger than predicted by their Φ_{ST} counterpart (Table 4). According to Evano's ΔK , 2 were the most likely number of clusters fulfilling the linkage and HW equilibria of Bayesian clustering, of which one was predominant (dark grey, Fig. 4). The vast majority of birds had probability of ancestry traceable to one of the clusters and very few appeared to be of mixed descent. Notably, putative hybrids with 20-50% of the “rare” cluster (lighter grey, Fig. 4) were found both in the Pacific (2 in Isabel and 1 in Tunitas) and the Caribbean (1 in Contoy). Both clusters were present in all breeding colonies and the less abundant increased in frequency in Isabel Island followed by Tunitas (Fig. 4). These results

Table 3. Analyses of molecular variance (AMOVA) based on RAPDs of 4 major nesting colonies of Mexican Frigatebirds from the Mexican Pacific (Isla Santa Margarita, Isla Tunitas, and Isla Isabel) and the Mexican Caribbean (Isla Contoy)

Source of variation	d. f.	% variation	Φ -statistic	p-value
(a) Test of overall panmixia				
Among colonies	3	5.53	$\Phi_{ST}^{ALL} = 0.055$	0.004
Within colonies	95	94.47		
(b) Nested hierarchical structure				
Between groups	1	1.54	$\Phi_{CT} = 0.015$	0.25
Among colonies within groups	2	4.69	$\Phi_{SC} = 0.048$	0.03
Within colonies	95	93.77	$\Phi_{ST} = 0.062$	0.004
(c) Test of differentiation between Pacific and Caribbean				
Among basins	1	4.76	$\Phi_{ST}^{PvsC} = 0.048$	0.03
Within basins	97	95.24		

are consistent with those of the Bayesian Hickory analyses and the distance-based AMOVA, which point to Santa Margarita and Isabel as the most differentiated colonies, respectively (Table 4).

The hypothesis of isolation by distance was rejected in the absence of a significant correlation between genetic and geographic distances (Mantel test, $p = 0.55$) among the 4 colonies of frigatebirds.

Gene flow. A first order estimation of gene flow levels based on AMOVA fixation indices produced values between 4 and 5 effective migrants per generation overall and between regions of interest ($\Phi_{ST}^{ALL} = 0.059$, $p < 0.001$; $Nm = 3.99$; $\Phi_{SC} = \Phi_{ST}^{PvsC} = 0.048$, $p = 0.03$; $Nm = 4.96$). Corresponding gene flow values estimated from the higher-valued $\theta^{(II)}$ statistics were consequentially smaller ($1.1 < Nm < 1.54$). The small number of studied populations did not allow having a large number of occupancy values for RAPD markers to compare with Slatkin's (1981) theoretical model. Nevertheless, the lower and upper bound limits of the empirical conditional average marker frequencies were clearly biased towards the theoretical expectations of a high gene flow species (Fig. 6).

Integrative group-structured model. The starting simulation at $dm = 0$ (zero male dispersal equivalent to 100% reproductive philopatry) produced an $F_{ST} = 0.006$ at equilibrium. In all simulations, equilibrium was reached at 3 000 generations or before (Fig. 7A). This estimate represents an upper bound for F_{ST} in the absence of male dispersal; hence, as expected, increasing dm produced a hyperbolic reduction in the level of genetic structure resulting from higher levels of gene flow. At $d_m = d_f = 0.0029$ the level of predicted genetic structure was $F_{ST} = 0.006$ (Fig. 7B). Given that our biparental (RAPDs) estimates of genetic structure are at least an order of magnitude higher among all colonies ($\Phi_{ST}^{ALL} = 0.059$; $\theta^{(II)ALL} = 0.163$), model results suggest that our mtDNA-based estimate of female

Table 4. RAPDs pairwise comparisons of genetic differentiation Φ_{ST} (above diagonal) and $\theta^{(II)}$ (below diagonal) among the 4 largest Mexican breeding colonies of frigatebirds *Fregata magnificens*. Significant Φ_{ST} value at table-wide $\alpha = 0.05$ after B-Y FDR correction indicated in bold. None of the 95% Bayesian credibility intervals of $\theta^{(II)}$ values overlapped zero

Breeding colony	Santa Margarita	Tunitas	Isabel	Contoy
Santa Margarita	—	0.073	0.154	0.067
Tunitas	0.142	—	0.012	0.060
Isabel	0.177	0.185	—	0.045
Contoy	0.147	0.181	0.136	—

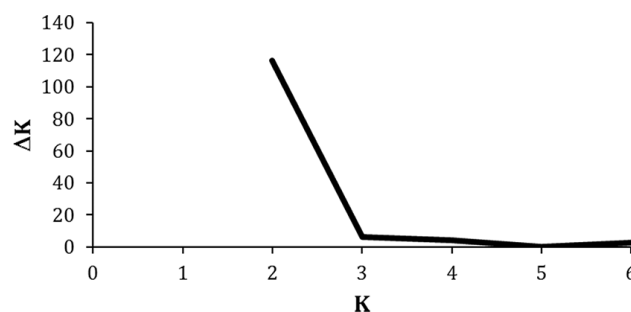


Figure 4. Plot of Evano's et al. (2005) statistic ΔK as a function of the number of clusters (K) used to infer the most likely number of genetic groups inferred from Bayesian clustering using the program STRUCTURE (Pritchard et al., 2000).

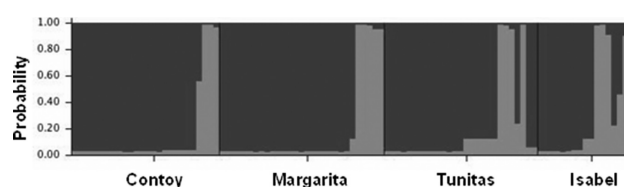


Figure 5. Bar plot of the inferred probability of ancestry of each individual frigatebird (thin vertical bars) to each of the 2 clusters (red and green) inferred from Bayesian clustering analysis using the program STRUCTURE (Pritchard et al., 2000).

dispersal is positively biased. Using numerical simulations and $dm = 0$ to solve for a female dispersal accounting for at least $F_{ST} = 0.059$ yields $d_f = 0.0021 \times 10^{-5}$, which is 5 orders of magnitude smaller than the mitochondrial-based estimate.

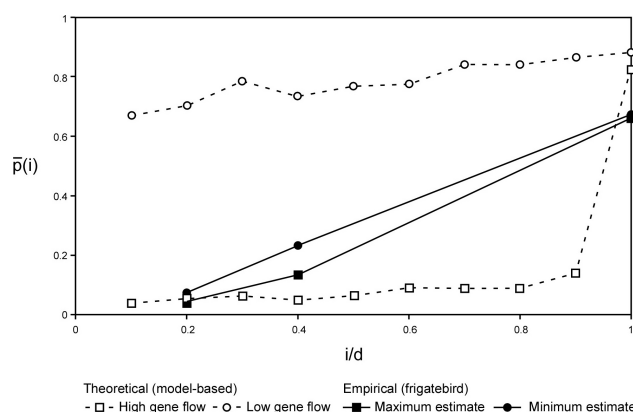


Figure 6. Conditional average frequencies $\bar{p}(i)$ as a function of standardized occupancy numbers (i/d) used to estimate gene flow levels relative to high- and low-gene flow theoretical expectations based on numerical simulations of Slatkin's (1981) gene flow model.

Discussion

In this paper we integrated genetic and dispersal ecological data to address the influence of non-physical barriers to gene flow among Mexican frigatebird colonies. We found that ecological mark and recapture, as well as genetic data point to high levels of dispersal and gene flow in these birds. However, gene flow is highly biased and insufficient for complete homogenization of gene pools. Group-structured population modeling allowed us to assess sex-biased dispersal parameters from maternally (mtDNA) and biparentally (RAPDs) inherited markers, which were consistent with the high degree of male-biased breeding philopatry and female mate choice leading to sequential monogamy observed in the field. These non-physical behavioral forces appear to be responsible for breeding isolation promoting nuclear genetic differentiation at different geographic scales. On the other hand, the absence of a genetic pattern of isolation by distance suggested that geographic distance does not play a significant role in the genetic distinction of breeding colonies.

Patterns of dispersal and genetic differentiation. Sighting data of banded and tracked frigatebirds suggest that female-biased breeding dispersal is mainly restricted to adjacent colonies, as field observations support the movement westward from Isabel to Bahía Santa María, Sinaloa, among Eastern Pacific colonies, but not from the Pacific to the Caribbean. On the other hand, males may spend the non-breeding season mainly in the upper Gulf of California (M. González-Jaramillo unpublished data) or flying south as far as Nicaragua (Lee and Osorno, unpublished data), traveling up to ~750 km away from Isabel. However, evidence indicates that these males return to Isabel for breeding, hence manifesting breeding philopatry (González and de la Cueva, 2007) and site fidelity (Osorno, 1996) (Fig. 1).

The increasing percentage of private genotypes from the northeast Pacific to the Caribbean (Santa Margarita 0% < Tunitas 37.5% < Isabel 55% < Contoy 66%), with Contoy having the largest fraction of private genotypes (4/6), could be consistent with a hypothetical unidirectional westward gene flow from the Caribbean to the Pacific (Fig. 3). The number of private alleles among populations has been used to infer gene flow trends among some source-sink bird populations (e. g., *Lanius collurio*, Pustjens et al., 2004), with the expectation of a decreasing fraction of private alleles in receiving rather than in source populations. Furthermore, the presence of shared genotypes (R1 and R2, Fig. 3) between Isabel, in the Eastern Pacific, and Contoy, in the Caribbean Sea, (separated by 1 977 km) suggests the action of sequential founder events in island colonization of frigatebirds, as proposed for other seabird

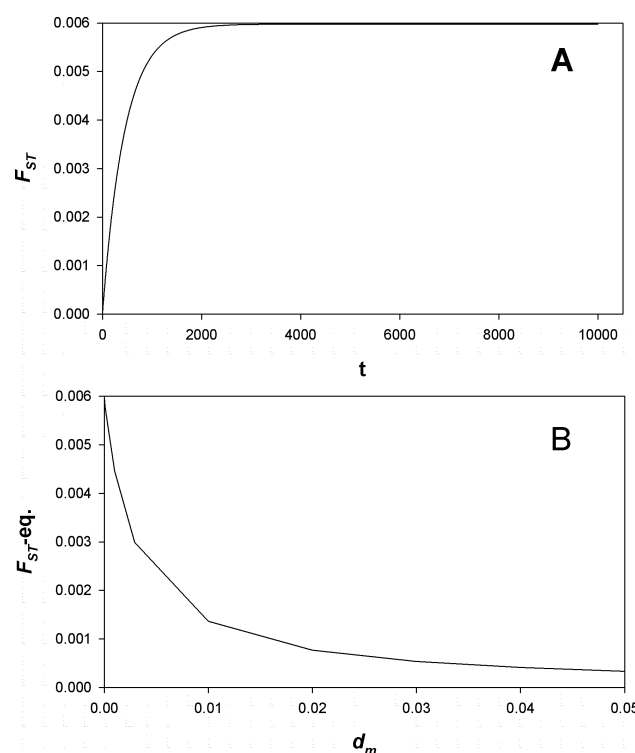


Figure 7. Results of the group-structured model of Chesser and Baker (1996). A) Forward in time simulation of the level of genetic structure during 10 000 generations using transition equations, parameters in Table 2, and $d_m = 0$. B) Values of F_{ST} at equilibrium after 10 000 generations with increasing levels of male dispersal (d_m).

species (Friesen et al., 1996; Patirana et al., 2002; Olson and Hearty, 2003; Steeves et al., 2003; Steeves et al., 2005b).

Mexican frigatebird breeding colonies were not found to be panmictic since nuclear genetic structure was found between ocean basins, in consistence with our previous work (González-Jaramillo and Rocha-Olivares, 2011), and among Eastern Pacific breeding colonies. The degree of genetic structure among Eastern Pacific frigatebird colonies ($\Phi_{SC} = 0.048$) was higher than that found in Leach's Storm-petrels (*Oceanodroma leucorhoa*), another seabird with high dispersal capability ($\Phi_{SC} = 0.026$, Paterson and Snyder, 1999). The patterns and strength of nuclear genetic structure of frigatebirds varies among methodological approaches but they were consistent with significant differentiation and with the presence of 2 non-geographically restricted genetic groups among Mexican colonies, as inferred from Bayesian clustering using STRUCTURE (Pritchard et al., 2000). The presence of a genetic dichotomy in RAPDs genotypes is noteworthy given the dimorphic nature of mitochondrial variation

found in our earlier study (González-Jaramillo and Rocha-Olivares, 2011); however, the mitochondrial haplotype frequencies were highly biased in Pacific and Caribbean birds. In RAPDs, shared genotypes suggest that gene flow is likely taking place between adjacent islands as Isabel and Tunitas (420 km far apart) and between Tunitas and Santa Margarita (305 km far apart). Unexpectedly, gene flow among the 4 colonies, as well as among the Eastern Pacific colonies was lower than between ocean basins: $Nm \approx 4$ vs. 5 migrants per generation respectively. Furthermore, absence of a significant correlation between genetic and geographic distance reflects the fact that genetic structure among frigatebird breeding colonies is not mediated by geographic distance, which is highly consistent with additional evidence pointing to the weak role of distance as a barrier to dispersal in other seabirds (see Friesen et al., 2007).

Our combined RAPDs and mtDNA results reveal patterns of differentiation that could be at odds with those of Hailer et al. (2011). In that study, involving a larger geographical area, Galapagos frigatebirds showed significant reproductive isolation from other colonies in the Pacific and Caribbean, but no genetic distinction was found between Eastern Pacific and Atlantic breeding colonies. In order to reconcile these findings, several factors must be considered (González-Jaramillo and Rocha-Olivares, 2011): 1) genetic data from Mexican frigatebirds analyzed by Hailer et al. (2011) consisted only of mtDNA sequences from 5 historical individuals among the 36 from the Eastern Pacific; 2) relative to the colonies studied by Hailer et al. (2011) closer to the center of abundance in the Eastern Pacific, the breeding colonies that we analyzed are peripheral and hence may experience different demographic and connectivity patterns (edge effects); 3) the distance between Eastern Pacific and Caribbean/Atlantic breeding colonies in this study were much larger (minimum 2800 km vs. maximum 1900 km in Hailer et al., 2011), and 4) differences in the relative rates of evolution and diversification of the molecular markers. These non-mutually exclusive factors may account for the differences among studies.

Non-physical barriers to reproduction. Although frigatebirds have a high dispersal capability (Weimerskirch et al., 2003; Hailer et al., 2011), their monogamous mating system along with male-biased philopatry (González and de la Cueva, 2007) and complex female mate choice behavior (Madsen et al., 2004), are likely influencing their population structure among Eastern Pacific colonies. Sex-specific philopatry and mating tactics have direct influence in gene dynamics by increasing coancestry (Sugg et al., 1996). This results from the increased probability of mating with related individuals, relative to random mating, produced by the reproductive behavior. Hence, assortative

mating significantly influences gene frequencies, as well as genotype distributions and proportions relative to those expected with panmixia (Chesser, 1991b; Chesser, 1991a; Sugg et al., 1996). To our knowledge, this is the first time reproductive ecological parameters and genetic data from maternally and biparentally inherited genetic markers are integrated into a group-structured model for a pelagic seabird. Most notably, this integrative approach provided irrefutable evidence of the influence of male-based philopatry in shaping the genetic patterns observed, even if the absolute magnitudes of dispersal estimates did not entirely coincide with model expectations. However, we cannot discard the possibility that other processes, in addition to behavior, are influencing the genetic differences between some Eastern Pacific colonies. Ecological factors such as differences in ocean productivity (Kessler, 2006), community and flock composition, as well as differences in local predation regimes (Drummond et al., 2000; Wolf et al., 2006) may be exerting differential selective pressures, as suggested in the Great Frigatebird (*Fregata minor*; Dearborn et al., 2003).

Overall, our results concur with previous genetic studies on Magnificent Frigatebirds from North America (González-Jaramillo and Rocha-Olivares, 2011; Hailer et al., 2011) citing the prime influence of non-physical barriers such as behavioral characters, instead of physical barriers such as the Panama Isthmus, in the population genetic structure of frigatebirds. Furthermore, population genetic structure within ocean basins related to behavioral traits has also been found in several pelagic seabirds such as the Red-legged Kittiwake (*Rissa brevirostris*; Patirana et al., 2002), the Leach's Storm-petrel (*Oceanodroma leucorhoa*; Paterson and Snyder, 1999), the Masked booby (*Sula dactylatra*; Steeves et al., 2005a), and the Black-browed (*Thalassarche melanomorphus*; Burg and Croxall, 2001) and Wandering (*Diomedea* spp.; Burg and Croxall, 2004) albatrosses around Antarctica.

Evidence of historical and contemporaneous evolutionary processes acting as barriers to dispersal revealed that mechanisms of population differentiation are complex in seabird species (Friesen, 2007; Friesen et al., 2007). Nevertheless, in frigatebirds behavior has a prime role in governing population genetics as a non-physical barrier to interbreeding. Hence, our results integrating ecological and genetic data have a considerable impact on the management plans and conservation strategies of this important seabird.

Acknowledgements

We thank Vinni Madsen, José Luis Osorno, Horacio de la Cueva, Marco Antonio González, Alfredo Castillo,

Ignacio Barajas, and Donny Canul for facilitating blood samples, and Nancy Saavedra for helping in the laboratory. The managers of Isla Contoy and Isla Isabel National Parks generously provided all the facilities to visit and work at the islands. Pronatura, Sinaloa, provided logistic support and staff to visit Isla Tunitas; the Mexican Navy and the Comisión de Nacional de Áreas Naturales Protegidas provided logistic support to work at Isla Isabel. Dirección General de Vida Silvestre provided authorization for collecting samples (Oficio NUM/SGPA/DGVS/08778). Fishers from San Blas and Boca de Camichin were instrumental in the field and are gratefully acknowledged. This work was supported by a Centro de Investigación Científica y de Educación superior de Ensenada internal grant (ARO). The second author benefited from a Ph.D. scholarship from Conacyt during her studies in the Marine Ecology graduate program at CICESE. We thank two anonymous reviewers for their constructive comments.

Literature cited

- Armstrong, J., A. Gibbs, R. Peakall and G. Weiller. 1995. RAPIDistance, version 1.02. Australian National University, Canberra.
- Benjamini, Y. and D. Yekutieli. 2001. The control of false discovery rate under dependency. *Annals of Statistics* 29:1165-1188.
- Bielawski, J. P. and D. E. Pumo. 1997. Randomly amplified polymorphic DNA (RAPD) analysis of Atlantic Coast striped bass. *Heredity* 78:32-40.
- Burg, T. M. and J. P. Croxall. 2001. Global relationships amongst black-browed and grey-headed albatrosses: analysis of population structure using mitochondrial DNA and microsatellites. *Molecular Ecology* 10:2647-2660.
- Burg, T. M. and J. P. Croxall. 2004. Global population structure and taxonomy of the wandering albatross species complex. *Molecular Ecology* 13:2345-2355.
- Carmona, R. and G. D. Daneman. 1994. Nesting waterbirds of Santa Maria Bay, Sinaloa, Mexico, April 1988. *Western Birds* 25:158-162.
- Chesser, R. K. 1991a. Gene diversity and female philopatry. *Genetics* 127:437-447.
- Chesser, R. K. 1991b. Influence of gene flow and breeding tactics on gene diversity within populations. *Genetics* 129:573-583.
- Chesser, R. K. 1998. Heteroplasmy and organelle gene dynamics. *Genetics* 150:1309-1327.
- Chesser, R. K. and R. J. Baker. 1996. Effective sizes and dynamics of uniparentally and diparentally inherited genes. *Genetics* 144:1225-1235.
- Cohen, L. B. and D. C. Dearborn. 2004. Great frigatebirds, *Fregata minor*, choose mates that are genetically similar. *Animal Behaviour* 68:1229-1236.
- Dearborn, D. C., A. D. Anders, E. A. Schreiber, R. M. M. Adams and U. G. Mueller. 2003. Inter-island movements and population differentiation in a pelagic seabird. *Molecular Ecology* 12:2835-2843.
- Diamond, A. W. 1972. Sexual dimorphism in breeding cycles and unequal sex ratio in magnificent frigate-birds. *Ibis* 114:395-398.
- Diamond, A. W. 1973. Notes on breeding biology and behavior of Magnificent Frigatebird. *Condor* 75:200-209.
- Diamond, A. W. 1975. Biology and behavior of frigatebirds *Fregata* spp on Aldabra Atoll. *Ibis* 117:302-323.
- Drummond, H., C. Macías, A. Valiente-Baunet, J. L. Osorno, M. F. Rebón-Gallardo, N. Carrera and M. Osorio. 2000. Isla Isabel. In *Áreas de importancia para la conservación de las aves en México*, M. Coro-Arizmendi and L. Márquez-Valdemars (eds.). Cipamex, Conabio, Fmcn, Cca, Mexico City p. 41.
- Evanno, G., S. Regnaut and J. Goudet. 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology* 14:2611-2620.
- Excoffier, L., G. Laval and S. Schneider. 2005. Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online* 1:47-50.
- Excoffier, L., P. E. Smouse and J. M. Quattro. 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: Application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics* 131:479-491.
- Falush, D., M. Stephens and J. K. Pritchard. 2007. Inference of population structure using multilocus genotype data: dominant markers and null alleles. *Molecular Ecology Notes* 7:574-578.
- Friesen, V. L. 2007. New roles for molecular genetics in understanding seabird evolution, ecology and conservation. *Marine Ornithology* 35:89-96.
- Friesen, V. L., T. M. Burg and K. D. McCoy. 2007. Mechanisms of population differentiation in seabirds. *Molecular Ecology* 16:1765-1785.
- Friesen, V. L., W. A. Montevecchi, A. J. Baker, R. T. Barrett and W. S. Davidson. 1996. Population differentiation and evolution in the common guillemot *Uria aalge*. *Molecular Ecology* 5:793-805.
- González, M. and H. de la Cueva. 2007. Apparent survival of adult Magnificent Frigatebirds in the breeding colony of Isla Isabel, Mexico. *Waterbirds* 30:73-79.
- González-Jaramillo, M., J. L. Rangel-Salazar and H. De La Cueva. 2010. Annual apparent survival rates of immature Magnificent Frigatebirds in a large breeding colony in western Mexico. *Waterbirds* 33:518-526.
- González-Jaramillo, M. and A. Rocha-Olivares. 2011. Barriers acting on the genetic structure of a highly aerial seabird: the magnificent frigatebird. *Biochemical Systematics and Ecology* 39:392-396.
- Hadrys, H., M. Balick and B. Schierwater. 1992. Applications of random amplified polymorphic DNA (RAPD) in molecular ecology. *Molecular Ecology* 1:55-63.
- Haig, S. M., R. Bowman and T. D. Mullins. 1996. Population structure of red-cockaded woodpeckers in south Florida:

- RAPDs revisited. *Molecular Ecology* 5:725-734.
- Haig, S. M., J. M. Rhymer and D. G. Heckel. 1994. Population Differentiation in Randomly Amplified Polymorphic DNA of Red-Cockaded Woodpeckers *Picoides borealis*. *Molecular Ecology* 3:581-593.
- Hailer, F., E. A. Schreiber, J. M. Miller, I. I. Levin, P. G. Parker, R. T. Chesser and R. C. Fleischer. 2011. Long-term isolation of a highly mobile seabird on the Galapagos. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 278:817-25.
- Harrington, H. A., R. W. Schreiber and G. E. Woolfenden. 1972. The distribution of male and female Magnificent Frigatebirds, *Fregata magnificens*. *American Birds* 26:927-931.
- Harrison, P. 1983. Seabirds: an identification guide. Houghton, Mifflin, China. 448 p.
- Holsinger, K. E. 1999. Analysis of genetic diversity in geographically structured populations: A Bayesian perspective. *Heredity* 130:245-255.
- Holsinger, K. E. and P. O. Lewis. 2007. Hickory: a package for analysis of population genetic data v1.1.
- Holsinger, K. E., P. O. Lewis and D. K. Dey. 2002. A Bayesian approach to inferring population structure from dominant markers. *Molecular Ecology* 11:1157-1164.
- Horn, P. L., J. A. Rafalski and P. J. Whitehead. 1996. Molecular genetic (RAPD) analysis of breeding magpie geese. *Auk* 113:552-557.
- Kessler, W. S. 2006. The circulation of the eastern tropical Pacific: a review. *Progress in Oceanography* 69:181-217.
- Kimura, M. 1953. "Stepping stone" model of population. *Annual Report of the National Institute of Genetics, Japan* 3:62-63.
- Kushlan, J. A., M. J. Steinkamp, K. C. Parsons, J. Capp, M. Acosta-Cruz, M. Coulter, I. Davidson, L. Dickson, N. Edelson, R. Elliot, R. M. Erwin, S. Hatch, S. Kress, R. Milko, S. Miller, K. Mills, R. Paul, R. Phillips, J. E. Saliva, B. Sydeman, J. Trapp, J. Wheeler and K. Wohl. 2002. Waterbird conservation for the Americas: the North American waterbird conservation plan, Version 1. Waterbird Conservation for the Americas, Washington, D.C. 78 p.
- Liberg, O. and T. Von Schantz. 1985. Sex-Biased philopatry and dispersal in birds and mammals: the Oedipus hypothesis. *American Naturalist* 126:129-135.
- Lynch, M. and B. G. Milligan. 1994. Analysis of population genetic-structure with RAPD markers. *Molecular Ecology* 3:91-99.
- Madsen, V. 2005. Female mate choice in the Magnificent Frigatebird (*Fregata magnificens*). D. Sc. Thesis, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City. 174 p.
- Madsen, V., T. J. S. Balsby, T. Dabelsteen and J. L. Osorno. 2004. Bimodal signaling of a sexually selected trait: gular pouch drumming in the Magnificent Frigatebird. *Condor* 106:156-160.
- Madsen, V., T. Davelsteen, D. Osorio and J. L. Osorno. 2007a. Morphology and ornamentation in male Magnificent Frigatebirds: variation with age class and mating status. *American Naturalist* 169:S93-S111.
- Madsen, V., G. Valkiunas, T. A. Iezhova, C. Mercade, M. Sanchez and J. L. Osorno. 2007b. Testosterone levels and gular pouch coloration in courting Magnificent Frigatebird (*Fregata magnificens*): variation with age class, visited status and blood parasite infection. *Hormones and Behavior* 51:156-163.
- Moreno, L. and R. Carmona 1988. Ecología reproductiva de *Fregata magnificens* en Isla Santa Margarita, Baja California Sur. B. Sc. Honors Thesis, Marine Biology, Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz. 74 p.
- Nelson, J. B. 1975. The breeding biology of frigatebirds— a comparative review. *Living Bird* 14:113-155.
- Olson, S. L. and P. J. Hearty. 2003. Probable extirpation of a breeding colony of Short-tailed Albatross (*Phoebastria albatrus*) on Bermuda by Pleistocene sea-level rise. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100:12825-12829.
- Osorno, J. L. 1996. Evolution of breeding behavior in the Magnificent Frigatebird: copulatory pattern and parental investment. Ph. D. Dissertation, University of Florida, Gainesville. 173 p.
- Osorno, J. L. 1999. Offspring desertion in the Magnificent Frigatebird: are males facing a trade-off between current and future reproduction? *Journal of Avian Biology* 30:335-341.
- Osorno, J. L. and T. Székely. 2004. Sexual conflict and parental care in magnificent frigatebirds: full compensation by deserted females. *Animal Behaviour* 68:337-342.
- Padilla, J. A., M. Martinez-Trancon, A. Rabasco, J. C. Parejo, M. E. Sansinforiano and M. I. Guijo. 2000. Genetic variability in the Iberian imperial eagle (*Aquila adalberti*) demonstrated by RAPD analysis. *Journal of Heredity* 91:495-499.
- Parker, P. G., A. A. Snow, M. D. Schug, G. C. Booton and P. A. Fuerst. 1998. What molecules can tell us about populations: Choosing and using a molecular marker. *Ecology* 79:361-382.
- Paterson, I. G. and M. Snyder. 1999. Molecular genetic (RAPD) analysis of leach's storm-petrels. *Auk* 116:338-344.
- Patirana, A., S. A. Hatch and V. L. Friesen. 2002. Population differentiation in the red-legged kittiwake (*Rissa brevirostris*) as revealed by mitochondrial DNA. *Conservation Genetics* 3:335-340.
- Pennycuik, C. J. 1983. Thermal soaring compared in three dissimilar tropical bird species, *Fregata magnificens*, *Pelecanus occidentalis*, and *Coragyps atratus*. *Journal of Experimental Biology* 102:307-325.
- Pritchard, J. K., M. Stephens and P. Donnelly. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155:945-959.
- Pustjens, A. Z., J. L. Peters, M. Geertsma, T. Gerats and H. Esselink. 2004. Using microsatellites to obtain genetic structure data for red-backed shrike (*Lanius collurio*): a pilot study. *Biological Letters* 41:95-101.
- Rockwell, R. F. and G. F. Barrowclough. 1987. Gene flow and the genetic structure of populations. In *Avian genetics: a population and Ecological Approach*, F. Cooke and P. A. Buckleys (eds.). Academic Press, London. p. 223-255.

- Ross, K. G. 2001. Molecular ecology of social behaviour: analyses of breeding systems and genetic structure. *Molecular Ecology* 10:265-284.
- Scribner, K. T. and R. K. Chesser. 2001. Group-structured genetic models in analyses of the population and behavioral ecology of poikilothermic vertebrates. *Journal of Heredity* 92:180-189.
- Scribner, K. T., M. R. Petersen, R. L. Fields, S. L. Talbot, J. M. Pearce and R. K. Chesser. 2001. Sex-biased gene flow in spectacled eiders (Anatidae): inferences from molecular markers with contrasting modes of inheritance. *Evolution* 55:2105-2115.
- Slatkin, M. 1981. Estimating levels of gene flow in natural populations. *Genetics* 99:323-335.
- Slatkin, M. and N. H. Barton. 1989. A comparison of three indirect methods for estimating average levels of gene flow. *Evolution* 43:1349-1368.
- Steeves, T. E., D. J. Anderson and V. L. Friesen. 2005a. The Isthmus of Panama: a major physical barrier to gene flow in a highly mobile pantropical seabird. *Journal of Evolutionary Biology* 18:1000-1008.
- Steeves, T. E., D. J. Anderson and V. L. Friesen. 2005b. A role for nonphysical barriers to gene flow in the diversification of a highly vagile seabird, the masked booby (*Sula dactylatra*). *Molecular Ecology* 14:3877-3887.
- Steeves, T. E., D. J. Anderson, H. McNally, M. H. Kim and V. L. Friesen. 2003. Phylogeography of *Sula*: the role of physical barriers to gene flow in the diversification of tropical seabirds. *Journal of Avian Biology* 34:217-223.
- Sugg, D. W., R. K. Chesser, F. S. Dobson and J. L. Hoogland. 1996. Population genetics meets behavioral ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 11:338-342.
- Weimerskirch, H., O. Chastel, C. Barbraud and O. Tostain. 2003. Frigatebirds ride high on thermals. *Nature* 421:333-334.
- Weimerskirch, H., M. Le Corre, F. Marsac, C. Barbraud, O. Tostain and O. Chastel. 2006. Postbreeding movements of frigatebirds tracked with satellite telemetry. *Condor* 108:220-225.
- Whitlock, M. C. and D. E. McCauley. 1999. Indirect measures of gene flow and migration: $F_{ST} \neq 1/(4Nm+1)$. *Heredity* 82:117-125.
- Wolf, S. G., B. Keitt, A. Aguirre-Muñoz, B. Tershy and E. Palacios. 2006. Transboundary seabird conservation in an important North American marine ecoregion. *Environmental Conservation* 33:294-305.
- Wright, S. 1943. Isolation by distance. *Genetics* 28:114-138.
- Zwartjes, P. W. 1999. Genetic variability in the endemic vireos of Puerto Rico and Jamaica contrasted with the continental White-eyed Vireo. *Auk* 116:964-975.



El jilguero dorado (*Sicalis flaveola*) modifica la estructura de sus vocalizaciones para adaptarse a hábitats urbanos

The Saffron finch (*Sicalis flaveola*) modifies its vocalizations to adapt to urban habitats

Evelina León¹, Adolfo Beltzer² y Martín Quiroga^{1,3✉}

¹Facultad de Ciencia y Tecnología, Universidad Autónoma de Entre Ríos. Corrientes y Andrés Pazos. 3100 Paraná, Entre Ríos, Argentina.

²Instituto Nacional de Limnología-Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas-Universidad Nacional del Litoral. Paraje El Pozo, Ciudad Universitaria. 3000 Santa Fe, Argentina.

³Instituto de Ciencias Naturales del Litoral-Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas-Universidad Nacional del Litoral. RP Kreder 2805 Esperanza. 3080 Santa Fe, Argentina.

✉ mquiroga@inali.unl.edu.ar

Resumen. Los ecosistemas urbanos y suburbanos son áreas transformadas por las actividades antrópicas que sustentan una importante diversidad biológica. La alteración del campo acústico afecta la comunicación entre animales, poniendo en riesgo la estabilidad de sus dinámicas poblacionales. Cuando la comunicación acústica se realiza a distancia, como en el caso de las aves, la señal que llega al receptor puede diferir de la emitida debido a la degradación y contaminación acústica; por lo cual las especies deben modificar sus vocalizaciones para comunicarse efectivamente. Se estudiaron las vocalizaciones del jilguero dorado (*Sicalis flaveola*) en 2 sitios con diferentes grados de contaminación acústica. El área con mayor contaminación acústica registró trinos más breves con frecuencias, máximas y mínimas, más elevadas; así como un preludio con frecuencias máximas más bajas. Los datos constituyen el primer aporte a la estructura de la vocalización del jilguero dorado en las áreas de estudio y brinda evidencias sobre las modificaciones que sufren por la contaminación acústica. Ninguna de las hipótesis explicativas conocidas contempla por sí sola las modificaciones encontradas; lo que nos permite decir que esta especie ajusta sus vocalizaciones a la contaminación acústica de diversas maneras simultáneamente según las posibilidades intrínsecas de la especie.

Palabras claves: aves, modificaciones estructurales, contaminación acústica.

Abstract. Urban and suburban ecosystems are areas that, despite of being modified by human activities, can sustain a large amount of biodiversity. Acoustic field alterations affect communication among animals, threatening the populations' stability dynamics. In birds, where acoustic communication take place at a certain distance, signals that reach the receptor may differ from those emitted, due to song degradation and acoustic pollution. In order to secure communication, species have to modify their vocalizations in different ways. We studied songs of the Saffron finch (*Sicalis flaveola*) at 2 sites with different levels of acoustic pollution. At the most polluted site, songs showed shorter trills with higher frequencies (max and min), and preludes with lower maximum frequencies. This is the first contribution on the vocalization's structure of the Saffron Finch at the study area, and provides new evidence on the effects that acoustic pollution produces on it. None of known song hypothesis was able to explain by itself the changes in song structure found in this study. Thus, this species adjusts its vocalizations to acoustic pollution in different ways simultaneously, depending on the species' inner capacities.

Key words: birds, structure modification, acoustic pollution.

Introducción

Las vocalizaciones son esenciales para la vida de las aves, ya que son utilizadas en el reconocimiento de su pareja y congéneres, evitando endogamia e hibridación, en disputas territoriales o formando parte de los despliegues de atracción reproductiva (Tubaro y Segura, 1989). En

los últimos años, el ruido antropogénico y su influencia en la comunicación acústica ha recibido gran interés, y varios estudios apuntan a cómo los animales pueden hacer frente a este nuevo impacto de origen antrópico (Brumm y Slabbekoorn, 2005). La alteración del campo acústico en los hábitats, como consecuencia de modificaciones y ruido de origen antrópico, pueden ocasionar una comunicación ineficiente (Krause, 2008).

Cuando la comunicación acústica se realiza a distancia, como en el caso de las aves, la señal que llega al receptor

Recibido: 14 junio 2012; aceptado: 28 enero 2014

puede diferir considerablemente de la producida por el emisor, debido a la degradación de la misma (la señal se entremezcla con otras señales irrelevantes generadas por el viento y otras especies simpátricas, y se degrada y modifica al chocar con objetos en su camino; Simmonetti et al., 1996). Si a esto último se suman los ruidos de origen antrópico, se generan fenómenos de absorción diferencial de frecuencias, adición de ecos y fluctuaciones de amplitud, entre otros (Wiley y Richards, 1982). Estas alteraciones dificultan el desempeño del receptor respondiendo a la señal cuando ésta está ausente y a la inversa (Simonetti et al., 1996).

Si las vocalizaciones no alcanzan al receptor de manera correcta, pueden causar una baja en la eficiencia reproductiva, con la consecuente reducción del número de individuos y poniendo en riesgo la estabilidad de las poblaciones (Krause, 2008; Francis et al., 2011). Como respuesta a estas alteraciones, las especies pueden modificar la estructura de sus vocalizaciones, con el fin de asegurar la comunicación con sus congéneres según las características del ambiente donde habitan (Patricelli y Blickley, 2006; Mendes et al., 2010). Para Slabbekoorn (2003), la plasticidad en las vocalizaciones representa un mecanismo general de adaptación que permite que las especies puedan reproducirse a pesar de los altos niveles de ruido. En caso contrario, las especies podrían sufrir enmascaramiento auditivo.

Existen 5 hipótesis que explican las modificaciones que las aves presentan para adaptarse a los cambios acústicos de su ambiente: 1) *adaptación acústica* (AAH, por sus siglas en inglés) (Morton, 1975; Hansen, 1979), propone que la estructura del hábitat ha dado forma a la evolución de las propiedades acústicas en los cantos. Con base en los diferentes patrones de degradación acústica que existen en relación con la estructura del hábitat, la AAH predice que las vocalizaciones con bajas frecuencias, anchos de banda estrechos, elementos de larga duración, al igual que los intervalos entre los mismos deben ser frecuentes en hábitats con cobertura herbácea. Por otro lado, anchos de banda amplios, las modulaciones de alta frecuencia en trino, elementos e intervalos de corta duración, deben ser frecuentes en los hábitats con una vegetación más compleja (Morton, 1975); 2) *detección alertada* (Richards, 1981), establece que la diferenciación estructural del canto ha evolucionado como una adaptación de la comunicación a distancia en un ambiente ruidoso (Kroodsma, 1989; Catchpole y Slater, 1995), explicando que cuando las señales se presentan en su forma degradada, la respuesta al canto completo debería ser superior a la de la introducción o el trino por separado; 3) *estimación de la distancia* (Morton, 1986), indica que el empleo de cantos degradados puede significar en el receptor de la señal, que

el emisor está lejos y no constituye una amenaza pudiendo no tener que ver tanto con la detectabilidad, sino más con un problema de estimación de distancias; 4) *integrativa* (Richards, 1981), según la cual, ambas partes del canto son igualmente informativas y detectables, por lo que cualquier parte de la vocalización puede ser modificada, y 5) *aditiva* (Date et al., 1991), que menciona que la respuesta a un canto completo y normal será mayor que la respuesta a cualquiera de los componentes aislados de éste, porque tendría mayor cantidad de información y sería más detectable. Sin embargo, y dado a que no todas las especies poseen las mismas capacidades de aprendizaje, ni idéntica plasticidad genética para realizar los mismos cambios a las vocalizaciones, es de esperar que las especies no respondan de manera estandarizada a las perturbaciones, sino que realicen sólo aquellos cambios que sean capaces de efectuar (Slabbekoorn, 2003).

Si bien las vocalizaciones pueden variar dentro de una misma especie dependiendo de la ubicación geográfica (Morton, 1975; Hansen, 1979), y en respuesta a cambios en el ambiente acústico causados por perturbaciones humanas (Warren et al., 2006; Wood y Yezerinac, 2006), estudios de este tipo no se han realizado hasta el momento en el jilguero dorado (*Sicalis flaveola*). Se espera encontrar modificaciones en las vocalizaciones que permitan diferenciarlas de los ruidos antrópicos, lo que podría lograrse por una reducción en la duración de los elementos de su canto, o mediante un incremento en las frecuencias utilizadas. El objetivo del presente estudio es describir las características estructurales de las vocalizaciones de los machos de jilguero dorado y sus diferencias entre sitios con diferentes grados de contaminación sonora; así como evaluar si las respuestas efectuadas se ajustan a las hipótesis explicativas de dichas variaciones.

Materiales y métodos

Especie de estudio. Con una amplia distribución en Sudamérica, el jilguero dorado es común en zonas rurales, abiertas y semiabiertas. Es un ave que presenta dimorfismo sexual, siendo el macho de color amarillo-oro con la zona dorsal estriada de negro y la zona frontal de la cabeza con tonos anaranjados. La hembra es más pálida que el macho y carece totalmente de coloración amarilla (Raffaele et al., 1998; Ruiz, 2002), al igual que los juveniles, posee un dorso gris parduzco, estriado de negro y una zona ventral de color blanquecina con pecho y flancos estriados (Narosky e Yzurieta, 2010).

Área de estudio. El muestreo se llevó a cabo en 2 ambientes asociados al río Paraná Medio, con distintos grados de contaminación acústica y separados entre sí por unos 40 km. La Reserva Universitaria El Pozo, 31°38' S, 60°40' O

(sitio 1) protege el ecosistema de galería paranaense donde se encuentran representadas especies vegetales como: sauce (*Salix humboldtiana*), aromito (*Acacia caven*), aliso de río (*Tessaria integrifolia*), helechos de agua (*Azola sp.* y *Salvinia sp.*) y repollito de agua (*Pistia stratiotes*). Posee un tamaño relativamente pequeño, 12 ha y está ubicada en una zona periurbana que presenta un alto grado de contaminación acústica por estar situada al borde de avenidas, rutas, zonas urbanizadas y áreas recreacionales. El sitio 2, denominado Parque escolar rural Enrique Berduc (31°43' S, 60°18' O), comprende un área de bosques riparios con bajos niveles de contaminación acústica. En este área abundan especies vegetales como: el arrayán del norte (*Eugenia uniflora*) y el laurel (*Laurus nobilis*), así como lianas y enredaderas, acompañadas por numerosas plantas epífitas. En las zonas con menor caudal de agua, zona del monte xerófilo, se encuentran especies vegetales como el espinillo (*Acacia caven*), ñandubay (*Prosopis affinis*), tala (*Celtis tala*), moye (*Schinus molle*) y pasionarias (*Passiflora caerulea*).

Con el fin de determinar la densidad de la vegetación, se estimó el índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI, por sus siglas en inglés) para cada área de estudio a partir de imágenes MODIS MOD13Q1 (resolución espacial de 250 m y temporal de 16 días, ORNLDAAC, 2011). El sitio perturbado arrojó un valor de 0.60, mientras que el sitio no perturbado un valor de 0.78; lo que indica que los sitios no presentan diferencias en cuanto a su vegetación, excluyendo este factor como causal de diferencias en las vocalizaciones.

Muestreo acústico. El llamado y el canto son 2 clases de vocalizaciones típicas de las aves cuya distinción es evidente. Los llamados a menudo aparecen como simples elementos del canto de los pájaros, son señales breves emitidas durante cualquier época del año por el macho o la hembra de la mayoría de las especies. Por su parte, el canto es una señal prolongada emitida en algunas especies sólo por el macho durante el periodo de reproducción (Tirado et al., 2004). Las grabaciones se realizaron durante la temporada estival comprendida (septiembre-marzo), cada 7 días entre las 07:00 y las 12:00 h, periodos de mayor actividad de las aves (Duellman y Trueb, 1986; Ralph et al., 1995; Ordano, 1999; Parris et al., 1999). El tiempo de duración en las grabaciones fue de 10 minutos por individuo o hasta registrar 10 vocalizaciones completas.

Los registros fueron realizadas mediante el uso de un micrófono direccional Sennheiser ME-66 con un condensador K6-C y un grabador digital Korg MR-1 000, el cual no utiliza algoritmos de compresión que eliminen frecuencias, en formato WAV, 192 kHz, 16-bits. El análisis y procesamiento de las grabaciones se realizó mediante el uso del programa Sound Analysis Pro 1.4 (Tchernichovski

et al., 2000), con el cual se analizó la estructura del canto y sus parámetros; duración de trino y prelude, frecuencia máxima y mínima en trino y prelude, número de sílabas, duración en trino y prelude. Del mismo modo, y en cada sitio, se reprodujo una serie de 10 vocalizaciones pregrabadas del jilguero dorado mediante un parlante JBL-Platinum Series. Las variaciones en la frecuencia máxima registrada fue utilizada para determinar la existencia de una degradación diferencial del sonido (Morton, 1975). Dichas grabaciones se realizaron a 8 m de distancia y en línea recta del punto de emisión (Morton, 1975).

Tratamiento estadístico. Se realizaron análisis de normalidad (Kolmogorov-Smirnov) y homosedasticidad (Levene) a los datos. Dada la normalidad de los mismos, se llevaron a cabo análisis de varianza (Anova) para detectar diferencias significativas entre sitios. Además, se realizó un análisis de función discriminante simultáneo (AFDs) mediante el uso del software Infostat 2012 (Di Rienzo et al., 2012) para determinar si la estructura de las vocalizaciones predice satisfactoriamente las categorías definidas inicialmente; individuos que vocalizan en sitios perturbados acústicamente vs aquellos que lo hacen en sitios poco perturbados. En este análisis se incluyó la totalidad de vocalizaciones medidas (N= 52) y se puso a prueba la habilidad de las características de las vocalizaciones para asignar los individuos a sus categorías de ambiente correspondiente. Las diferencias fueron consideradas significativas a $p < 0.05$. Los valores fueron expresados como el promedio \pm DE (desviación estándar).

Resultados

Se analizaron 52 vocalizaciones independientes, de las cuales 27 pertenecen al sitio perturbado y las 25 restantes al sitio con menor contaminación sonora. Para los 2 sitios en conjunto, la vocalización del jilguero dorado estuvo compuesta por 2 partes, un prelude compuesto por 6 a 9 sílabas y un trino constituido por entre 12 y 15 sílabas (Figs. 1A, B). Los valores obtenidos para cada una de las porciones de las vocalizaciones en los diferentes sitios pueden observarse en el Cuadro 1.

Los sitios estudiados presentaron diferentes intensidades de ruido, siendo para el sitio 1 de 80.65 dB, con una frecuencia máxima de 5 844 y mínima de 1 823. En el sitio 2 la intensidad de ruido fue de 54.6 dB, mientras que las frecuencias máxima y mínima fueron de 4 590 Hz y 1 147 Hz, respectivamente (Fig. 2). La degradación del sonido no difirió significativamente entre sitios arrojando frecuencias máximas de $9\,177 \pm 479$ Hz para el sitio 1 y $9\,156 \pm 622$ Hz para el sitio 2 (Anova; $F = 0.007$; $df = 19$; $p < 0.93$).

En el análisis de funciones discriminantes realizado sobre las diferentes características estructurales de las

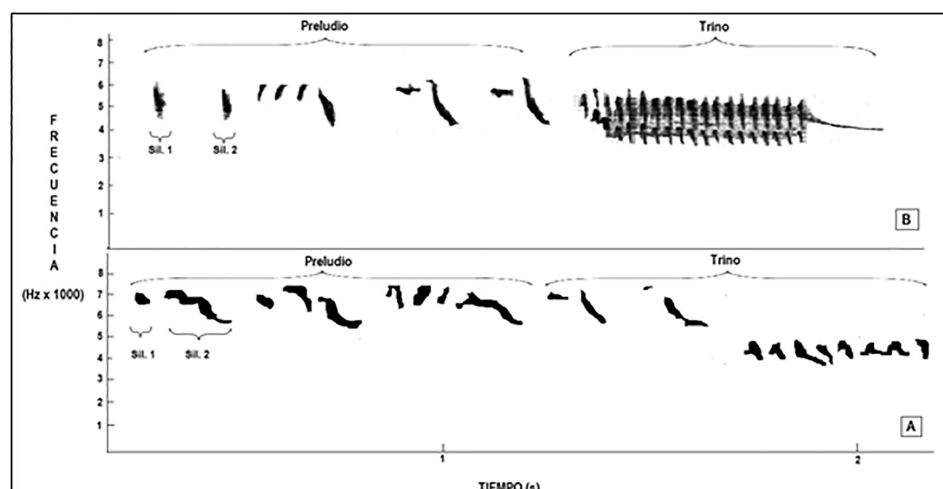


Figura 1. Sonogramas del macho de jilguero dorado en el Parque Escolar Rural “Enrique Berduc”, sitio con bajos niveles de contaminación acústica (A) y en la Reserva Universitaria El Pozo-UNL, sitio con alto grado de contaminación acústica (B).

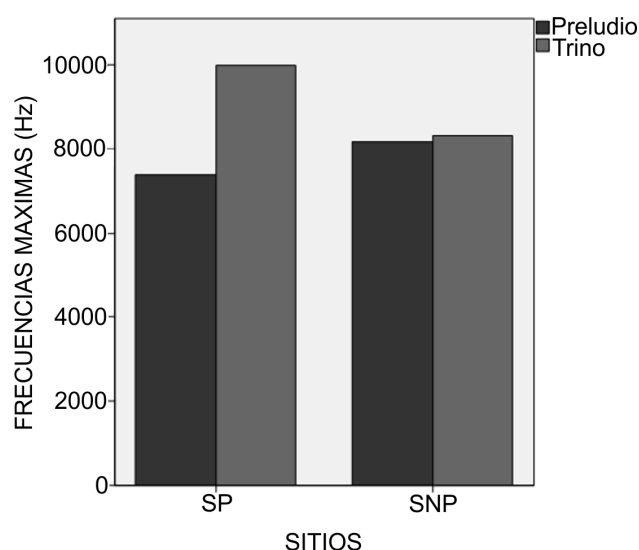


Figura 2. Frecuencias máximas de preludio y trino en machos de jilguero dorado en 2 ambientes con diferente grado de contaminación acústica. SP: sitio perturbado acústicamente, SNP: sitio no perturbado.

vocalizaciones, la única función discriminante resultante que incluyó a las 7 variables consideradas arrojó un valor Lambda de Wilk de 0.565 ($\chi^2 = 26.51$; $df = 7$; $p < 0.001$) y explicó el 77% de la varianza (eigenvalue=0.769, correlación canónica= 0.659). De las variables consideradas, las que se asociaron fuertemente con la función discriminante fueron, en orden al grado de asociación a la función:

frecuencia máxima de trino ($r = 0.495$), frecuencia máxima de preludio ($r = 0.443$), frecuencia mínima de trino ($r = 0.415$) y duración de trino ($r = 0.401$). Al comparar la clasificación generada por la validación cruzada, 75% de los casos correctamente clasificados, se evidencia que la precisión se incrementó en más de un 25% a la generada por azar (50%), lo que valida la función discriminante utilizada.

Discusión

Los datos obtenidos ponen de manifiesto diferencias en las vocalizaciones del jilguero dorado entre los sitios estudiados, en donde la duración del trino fue significativamente menor en el sitio perturbado acústicamente. Por su parte, las frecuencias máximas del trino fueron significativamente mayores en este ambiente, contrariamente a lo sucedido en el preludio. Si bien, el incremento en las frecuencias máximas del trino fue la variable que permitió diferenciar con mayor potencia entre las vocalizaciones de cada sitio, la frecuencia máxima de preludio, así como la frecuencia mínima y la duración de trino tuvieron casi la misma relevancia. Por lo tanto, se puede decir que los resultados no satisfacen en su totalidad las predicciones planteadas.

Con base en los resultados obtenidos se evidencia que ninguna de las hipótesis explicativas de las variaciones en las vocalizaciones de las aves (*adaptación acústica* Morton, 1975; Hansen, 1979; *detección alertada*, Richards, 1981; *estimación de la distancia*, Morton, 1986; *integrativa*, Richards, 1981; *aditiva*, Date et al., 1991)

Cuadro 1. Valores de las diferentes partes de la estructura vocal de los machos de jilguero dorado en ambientes perturbados acústicamente (sitio 1) y con baja perturbación acústica (sitio 2). Valores de P resultantes de análisis de la varianza entre valores obtenidos en cada sitio para cada variable estudiada

Variable	Sitio 1	Sitio 2	Anova P
Frecuencia máxima preludeo (Hz)	7 384±884	8 177±1 241	0.008
Frecuencia mínima preludeo (Hz)	4 971±1.007	4 882±953	0.7
Duración preludeo (s)	0.04±0.02	0.04±0.01	0.28
Frecuencia máxima trino (Hz)	9 985±2 320	8 324±1 452	0.003
Frecuencia mínima trino (Hz)	3 299±1 009	2 684±665	0.01
Duración trino (s)	1.06±0.65	1.40±0.68	0.01
Sílabas trino	10.8±4.8	10.6±4.6	0.91

puede explicar por sí solas las diferencias encontradas en este estudio. Las especies se encuentran limitadas por la plasticidad de sus vocalizaciones y su capacidad de aprendizaje (Slabbekoorn, 2003), así como por otros factores morfológicos y fisiológicos al momento de generar una respuesta ante un determinado tipo de perturbación acústica (Palacios y Tubaro, 2000; Podos y Nowicki, 2004; Nelson et al., 2005). Se han registrado diferentes adaptaciones al ruido antrópico en diferentes especies: incremento de las frecuencias en toda la vocalización en *Parus major* (Slabbekoorn, 2003) y *Troglodytes troglodytes* (Mendes et al., 2010), aumento de la frecuencia mínima en *Melospiza melodia* (Wood y Yezerinac, 2006), incremento de la redundancia de la señal (*Fringillia coelebs*-Brumm y Slater, 2006), incremento de la intensidad (*Luscinia megarhynchos*-Brumm, 2004) y la no vocalización en momentos con alto nivel de ruido (*Erithacus rubecula*-Fuller et al., 2007). Más aún, las respuestas pueden variar dentro de una misma especie, hecho que fue observado en *Turdus merula*, el cual varió la duración de las notas de su canto, la energía empleada en cada rango de frecuencias, y generó cambios temporales, dependiendo de los picos de contaminación sonora (Mendes et al., 2010).

Una de las modificaciones más frecuentes a los ambientes ruidosos es el aumento en la frecuencia de la señal en alguna porción de la vocalización, ya que beneficia la transmisión en estos ambientes (ejemplo, Slabbekoorn, 2003; Nemeth y Brumm, 2009). Vocalizar a frecuencias más elevadas, en aquellas especies que pudieran realizarlo, permitiría diferenciar su vocalización de los sonidos antrópicos que generalmente están compuestos por señales de baja frecuencia (Francis et al., 2011).

En el presente estudio, encontramos que el jilguero dorado utiliza un conjunto de respuestas para enfrentar el sonido antrópico. El incremento de las frecuencias mínimas del trino como respuesta a estos ruidos ha sido documentada en otras especies como *Carpodacus mexicanus* (Fernández-Juricic et al., 2005) y *M. melodia* (Wood y Yezerinac, 2006). Del mismo modo, el aumento

de las frecuencias máximas también ha sido registrado en poblaciones de *P. major* y *T. merula* que habitan áreas urbanas (Slabbekoorn y Peet, 2003; Slabbekoorn et al., 2012; Nemeth et al., 2013). Sin embargo, el jilguero dorado incrementó simultáneamente la frecuencia mínima y máxima del trino; algo que no había sido registrado en forma conjunta con anterioridad, ya que cuando se aumentaba una de las frecuencias la otra permanecía constante disminuyendo así el ancho de banda (Patricelli y Blickley, 2006).

Las variaciones en la estructura temporal de las vocalizaciones es también una opción a la hora de adaptarse a ambientes urbanos (Patricelli y Blickley, 2006). Ha sido demostrado que vocalizar cuando el ruido antrópico es menos severo (Fuller et al., 2007; Nemeth et al., 2013) o incrementar las repeticiones y duración de las vocalizaciones aumentan la detectabilidad de las mismas (Brumm y Slabbekoorn, 2005; Warren et al., 2006). Sin embargo, algunos estudios han encontrado lo contrario, es decir, que se acortan las vocalizaciones reduciendo el número de notas o elementos (Fernández-Juricic, 2005; Wood y Yezerinac, 2006). Según Fernández-Juricic (2005) esta disminución de la duración puede ser consecuencia del costo extra que significa aumentar la amplitud en otras secciones del canto. Sin embargo, en el caso del jilguero dorado, se ha notado una reducción en la duración del trino, pero no una disminución en el número de elementos del mismo. Esto podría representar una estrategia novedosa de reducción en donde se disminuyen los espacios “inter-elementos” en lugar de reducir el número de notas en sí. La ventaja de este mecanismo podría radicar en que no se reduce la información enviada (el trino contiene la mayor parte de la información biológica del canto-Simonetti et al., 1996), sino que se acortan los espacios entre los fragmentos informativos.

Por otro lado, se detectó una disminución significativa de las frecuencias máximas del preludeo, algo que podría constituir una “desadaptación” a los ambientes con ruidos antrópicos. Posiblemente, y dado que la generación de

señales acústicas más intensas y de frecuencias más altas son costosas energéticamente (Oberweger y Goller, 2001; Thomas, 2002; Ward et al., 2003), esta disminución en las frecuencias máximas podría compensar el costo asociado a utilizar más energía en trino que es donde aumentan las frecuencias. Considerando que el preludio suele ser la porción de la vocalización que no posee información biológica (Simonetti et al., 1996), el que esta parte de la vocalización sea un poco menos detectable no debe representar una pérdida significativa en la comunicación.

Los datos del presente trabajo constituyen los primeros aportes sobre la estructura de la vocalización de *S. flaveola* en el área de estudio. Se brinda, además, evidencia de que algunas especies de aves modifican sus vocalizaciones en ambientes acústicamente perturbados de diversas maneras según las capacidades intrínsecas de cada especie. Esta plasticidad en las vocalizaciones aumenta las posibilidades de adaptación y subsistencia en ambientes ruidosos y consecuentemente una mayor eficiencia reproductiva. De no lograrse esta adaptación se generarían efectos negativos sobre la distribución, la densidad y diversidad de las poblaciones de aves, así como en las relaciones depredador presa (Barber et al., 2010; Bayne et al., 2008; Francis et al., 2011).

Agradecimientos

Al Dr. Walter Sione por su colaboración con los índices de vegetación de diferencia normalizada (NDVI). Este proyecto fue financiado por la Universidad Autónoma de Entre Ríos (UADER) (PIDP N° 784/06).

Literatura citada

- Barber, J. R., K. R. Crooks y M. Fristrup. 2010. The costs of chronic noise exposure for terrestrial organisms. *Trends in Ecology and Evolution* 25:180-189.
- Bayne, E. M., L. Habib y S. Boutin. 2008. Impacts of chronic anthropogenic noise from energy-sector activity on abundance of songbirds in the boreal forest. *Conservation Biology* 22:1186-1193.
- Brumm, H. y T. J. B. Slater. 2006. Ambient noise, motor fatigue, and serial redundancy in chaffinch song. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60:475-481.
- Brumm, H. 2004. The impact of environmental noise on song amplitude in a territorial bird. *Journal of Animal Ecology* 73:434-440.
- Brumm, H. y H. Slabbekoorn. 2005. Acoustic communication in noise. *Advances in the Study of Behavior* 35:151-209.
- Catchpole, C. K. y J. B. Slater. 1995. Bird song. Biological themes and variations. Cambridge University Press, Sydney. 241 p.
- Date, E. M., R. E. Lemon, D. M. Weary y A. K. Richter. 1991. Species identity by birdsong: discrete or additive information? *Animal Behaviour* 41:111-120.
- Di Rienzo, J. A., F. Casanoves, M. G. Balzarini, L. González, M. Tablada y C. W. Robledo. 2012. InfoStat. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>; última consulta: 12.IV.2012.
- Duellman, W. E y L. Trueb. 1986. Biology of the Amphibians. McGraw-Hill Book Co., New York. 670 p.
- Fernández-Juricic, E., K. Poston, T. De Collibus, B. Morgan, C. Baistain, K. Martin, R. Jones y R. Treminio. 2005. Microhabitat selection and singing behavior patterns of male House Finches (*Carpodacus mexicanus*) in urban parks in a heavily urbanized landscape in the western U. S. *Urban Habitats* 3:49-69.
- Francis, C. D., C. P. Ortega, C. P. y A. Cruz. 2011. Noise pollution filters bird communities based on vocal frequency. *PLoS ONE* 6:e27052. doi:10.1371/journal.pone.002705.
- Fuller, R. A., P. H. Warren y K. J. Gaston. 2007. Daytime noise predicts nocturnal singing in urban robins. *Biological Letters* 3:368-370.
- Hansen, P. 1979. Vocal learning: its role in adapting sound structures to long-distance propagation and a hypothesis on its evolution. *Animal Behaviour* 27:1270-1271.
- Krause, B. 2008. Anatomy of the soundscape: evolving perspectives. *Journal of Audio Engineering Society* 56:1-2.
- Kroodasma, D. 1989. Suggested experimental designs for song playbacks. *Animal Behaviour* 37:600-609.
- Mendes, S., K. Cavalcante, V. Colino-Rabanal y S. Peris. 2010. Evaluación del impacto de la contaminación acústica en el rango de vocalización de Paseriformes basado en el SIL-“Speech Interference Level”. *Revista de Acústica* 41:33-41.
- Morton, E. S. 1975. Ecological sources of selection on avian sounds. *American Naturalist* 109:17-34.
- Morton, E. S. 1986. Predictions from the ranging hypothesis for the evolution of long distance signals in birds. *Behaviour* 99:65-86.
- Narosky, T. y D. Yzurieta. 2010. Aves de Argentina y Uruguay: guía de Identificación, 16a edición. Vasquez-Mazzini, Buenos Aires. 427 p.
- Nelson, B. S., G. J. L. Beckers y R. A. Suthers. 2005. Vocal tract filtering and sound radiation in a songbird. *Journal of Experimental Biology* 208:297-308.
- Nemeth, E. y H. Brumm. 2009. Blackbirds sing higher-pitched songs in cities: adaptation to habitat acoustics or side-effect of urbanization? *Animal Behaviour* 78:637-641.
- Nemeth, E., N. Pieretti, S. A. Zollinger, N. Geberzahn, J. Partecke, A. C. Miranda y H. Brumm. 2013. Bird song and anthropogenic noise: vocal constraints may explain why birds sing higher-frequency songs in cities. *Proceedings of the Royal Society B* 280:1-7.
- ORNLDAAC (Oak Ridge National Laboratory Distributed Active Archive Center). 2011. MODIS subsetting land products, Collection 5. Disponible on-line [<http://daac.ornl.gov/MODIS/modis.html>] from ORNL DAAC, Oak Ridge, Tennessee. Última consulta: 10.IV.2012.

- Oberweger, K. y F. Goller. 2001. The metabolic cost of birdsong production. *Journal of Experimental Biology* 204:3379-3388.
- Ordano, M. A. 1999. Aves de bosque de sauce del río Paraná medio (Argentina). Evaluación de la técnica de conteos por puntos. Tesis, Fac. de Ciencia y Tecnología, Universidad Autónoma de Entre Ríos, Paraná. 22 p.
- Palacios, M. G. y P. L. Tubaro. 2000. Does beak size affect acoustic frequencies in Wood creepers? *Condor* 102:553-560.
- Parris, K. M., T. W. Norton y R. B. Cunningham. 1999. A comparison of techniques for sampling amphibians in the forests of South-East Queensland, Australia. *Herpetologica* 55:271-283.
- Patricelli, G. L. y J. L. Blickley. 2006. Avian communication in urban noise: causes and consequences of vocal adjustment. *Auk* 123:639-649.
- Podos, J. y S. Nowicki. 2004. Performance limits on birdsong. *In* *Nature's music: the science of birdsong*, P. Marler y H. Slabbekoorn (eds.). Elsevier Academic Press, New York. p. 318-342.
- Raffaele, H., J. Wiley, O. Garrido, J. Keith y J. Raffaele. 1998. *Birds of the West Indies*. Helm Identification Guides. Christopher Helm Publishers Ltd., London. 72 p.
- Ralph, C. J., J. R. Sauer y S. Droege. 1995. Monitoring bird populations by point counts. U. S. Department of Agriculture, Albany. 171 p.
- Richards, D. G. 1981. Alerting and message components in song of Rufous-sided towhees. *Behaviour* 76:223-249.
- Ruiz, T. J. 2002. Registros de *Sicalis flaveola*: un nuevo residente para Chile. Valdivia, Chile. *Boletín Chileno de Ornitología* 9:30-32.
- Simonetti, G., P. L. Tubaro y E. T. Segura. 1996. Evaluación de la hipótesis de la detección alertada en el canto del chingolo (*Zonotrichia capensis*). II. El efecto de la degradación acústica en los playbacks con cantos completos y fraccionados. *Argentina. Hornero* 14:35-43.
- Slabbekoorn, F. 2003. Birds sing at a higher pitch in urban noise. *Nature* 424:267-268.
- Tchernichovski, O., F. Nottebohm, C. E. Ho, B. Pesaran y P. P. Mitra. 2000. A procedure for an automated measurement of song similarity. *Animal Behaviour* 59:1167-1176.
- Thomas, R. J. 2002. The costs of singing in nightingales. *Animal Behaviour* 63:959-966.
- Tirado, E. A., M. A. Collado-Corona y J. J. Morales-Martínez. 2004. Comunicación y comportamiento auditivo obtenidos por medio de los potenciales evocados auditivos en mamíferos, aves, anfibios y reptiles. *Cirugía y Cirujanos* 72:309-315.
- Tubaro, P. L. y E. Segura. 1989. Aprendizaje vocal y dialectos de canto en las aves. Bogotá, Colombia. *Revista Latinoamericana de Psicología* 21:195-217.
- Ward, S., J. R. Speakman y P. J. Slater. 2003. The energy cost of song in the canary, *Serinus canaria*. *Animal Behaviour* 66:893-902.
- Warren, P. S., M. Katti, M. Ermann y A. Brazel. 2006. Urban bioacoustics: it's not just noise. *Animal Behaviour* 71:491-502.
- Wiley, R. H. y D. G. Richards. 1982. Adaptations for acoustic communication in birds: sound transmission and signal detection. *In* *Acoustic communication in birds*, vol. 1, D. E. Kroodsma y E. H. Miller (eds.). Academic Press, New York. p. 132-181.
- Wood, W. E. y S. M. Yezerinac. 2006. Song sparrow (*Melospiza melodia*) song varies with urban noise. *Auk* 123:650-659.



Determinación de la dieta estacional del coyote (*Canis latrans*) en la región norte de la Reserva de la Biosfera Mapimí, México

Seasonal assessment of the diet of coyote (*Canis latrans*) at north of the Mapimí Biosphere Reserve, Mexico

Karina M. Grajales-Tam^{1✉} y Alberto González-Romero²

¹Instituto de Ecología, A. C. Av. Lázaro Cárdenas 253, 61600 Pátzcuaro, Michoacán, México.

²Instituto de Ecología, A. C. Carretera Antigua a Coatepec 351 El Haya, 91070 Xalapa, Veracruz, México.

✉ karina.grajales@inecol.mx

Resumen. En este estudio se determinó y comparó la dieta del coyote en sitios dentro y fuera de la Reserva de la Biosfera Mapimí. Se colectó un total de 201 excrementos de coyote, 62 en la temporada seca y 139 en lluvia, de marzo de 2000 a marzo de 2001. Se identificaron 50 y 45 componentes alimenticios en cada temporada, respectivamente. Las muestras se analizaron de manera temporal, para toda el área y por sitios. De los 299 componentes-presas identificados en la temporada seca y 894 en la de lluvia, la mayor frecuencia de consumo se presentó con los artrópodos, principalmente Acrididae, Cicadellidae, Coleoptera y Lepidoptera; mamíferos, sobresaliendo *Lepus californicus* y *Sylvilagus audubonii*. El material vegetal, los reptiles y las aves se presentaron con una frecuencia menor. El grupo de los mamíferos aportó la mayor biomasa, con 86.47% en la temporada seca y 72.52% en lluvia. Se observó un mayor consumo de materia vegetal en los sitios con menor grado de modificación. Estos resultados confirman que el coyote es un depredador generalista, omnívoro y oportunista; con una fuerte tendencia a consumir artrópodos durante ambas temporadas, aunque la mayor aportación de biomasa la obtenga de los mamíferos.

Palabras clave: Bolsón de Mapimí, temporada, desierto chihuahuense.

Abstract. In this study we determined and compared coyote diet within and out of the Mapimí Biosphere Reserve. We collected 201 coyote scats, 62 in the dry season and 139 in the rainy season from March 2000 to March 2001. Samples were analyzed for the general area and by sites. We identified 50 and 45 items for the dry and rainy season, respectively. Out of 299 items identified for the dry season and 894 for the rainy season, the more frequent items were arthropods, mainly Acrididae, Cicadellidae, Coleoptera and Lepidoptera; mammals, mainly *Lepus californicus* and *Sylvilagus audubonii*. Plant material, reptiles and birds were less frequently consumed items. Mammals provided the greatest biomass, 86.5% in the dry season and 72.5% in the rainy season. Plant material was consumed more frequently at less modified sites. These results support the idea that coyote is a generalist, omnivore and opportunist predator, with a strong tendency to consume arthropods during the whole year, although the greatest biomass is obtained from mammals.

Key words: Bolsón de Mapimí, season, Chihuahuan Desert.

Introducción

El coyote (*Canis latrans*) se encuentra distribuido ampliamente en el norte y centro del Continente Americano. Su tamaño corporal, resistencia, capacidad reproductiva y adaptabilidad, le han permitido sobrevivir a los cambios ambientales que han sufrido las áreas donde se distribuye y expandir su distribución; entre estos cambios se encuentra el uso de suelo, deforestación, expansión poblacional, clima, entre otros más (Fox, 1983).

Esta especie ha sido de las más estudiadas en Estados Unidos y Canadá, principalmente por la importancia económica que representa al ser considerada como especie perjudicial. La mayoría de los estudios lo consideran un depredador oportunista, que incluye en su dieta una variedad de alimentos, dependiendo de la disponibilidad y abundancia, así como de la época del año y la localidad (Bekoff, 1977). Ferrel et al. (1953) documentaron hasta 67 alimentos diferentes: 13 plantas, 52 animales y 2 desconocidos; Nellis y Keith (1976) registraron que la principal presa es la liebre (*Lepus americanus*), según su trabajo realizado, principalmente en bosque de coníferas. Asimismo, Lingle y Pellis et al. (2002)

Recibido: 18 enero 2013; aceptado: 16 noviembre 2013

y Kitchen et al. (2000) mencionaron que la expansión de territorio y los cambios en el hábitat hechos por el hombre también influyen en los cambios de la dieta del coyote. Finalmente, Sperry (1941); Ferrel et al. (1953); Gier (1975) y Todd (1985) señalaron que los hábitos alimentarios del coyote varían marcadamente dentro y entre hábitats.

En México, esta especie habita prácticamente en todo el país, se han realizado investigaciones acerca de su dieta en diferentes ambientes: bosque tropical seco (González et al., 1992; Hidalgo-Milhart et al., 2001; Hidalgo-Milhart, 2004; Guerrero et al., 2002; Guerrero et al., 2004), bosque templado (Delibes et al., 1989; Servín y Huxley, 1991; Chacón-De la Cruz, 1994; Aranda et al., 1995), desierto de El Vizcaíno (Sanabria et al., 1995; Grajales-Tam, 1998; Grajales-Tam et al., 2003), desierto de Sonora (Arnaud, 1993; Hernández et al., 1994) y pastizales (List, 1997; Vela, 1985). Estos trabajos coinciden que el coyote se alimenta principalmente de lagomorfos y roedores, y en menor proporción de vegetales, frutos, artrópodos, peces, reptiles y aves.

Otros trabajos están enfocados al impacto de este carnívoro en la ganadería, principalmente para Nuevo León (Arnaud, 1992) y Chihuahua (Lafón-Terrazas, 1987), documentan que el coyote no representa una amenaza, a menos que se incremente la población de este depredador o la carga animal de ganado. Por otra parte, otros estudios evalúan el impacto sobre las poblaciones de especies silvestres de interés cinegético, como el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) (López y Badii, 2000) y del berrendo peninsular (*Antilocapra americana peninsularis*) (Sanabria et al., 1996; Grajales-Tam et al., 2003), en los cuales se encontró que no existe un impacto considerable sobre las poblaciones de venado y berrendo peninsular, pues tienen una baja incidencia en la dieta de este carnívoro.

En la Reserva de la Biosfera Mapimí (RBM) la dieta del coyote ya ha sido estudiada (Delibes et al., 1986; Hernández y Delibes, 1994; Hernández et al., 2002; Martínez, 2005), centralizándose en las localidades: rancho y ejido San Ignacio, en donde se ha encontrado que sus presas son liebres y conejos, por lo que Hernández et al. (2002) la consideran una especie selectiva. En el presente trabajo, se planteó para determinar y comparar la dieta del coyote en sitios previamente estudiados y sitios adicionales que incluyen localidades dentro y fuera de la Reserva. Lo anterior, con la finalidad de aportar información sobre la importancia de los artrópodos en la dieta del coyote, así como el posible efecto de las condiciones locales. Además de conocer a nivel de familia y especie, los componentes alimenticios que está consumiendo.

Materiales y métodos

Área de estudio. El Bolsón de Mapimí se ubica al norte-centro de México, con características de aridez y vegetación representativa del desierto chihuahuense; aunque no tiene sus límites bien definidos, comprende el suroeste de Chihuahua, este de Coahuila y noreste de Durango. Dentro de esta zona se encuentra la Reserva de la Biosfera Mapimí (RBM), que tiene una extensión de 342 387 ha (Conanp, 2006), presenta partes bajas con lomeríos y sierras aisladas con altitudes entre 1 100 y 1 470 m snm (Rodríguez-Estrella, 1993). Según la clasificación de Köppen, adaptada para México por García (1981), el clima del área corresponde al tipo BWhw(e), muy árido, semicálido, con lluvias de verano y de amplitud térmica extremosa. La comunidad vegetal más característica es el matorral xerófilo y el pastizal halófilo (García-Arévalo, 2002). Las lluvias se presentan de junio a septiembre y corresponden aproximadamente al 72% del total anual, mientras que las lluvias de invierno representan en promedio el 18% (Cornet, 1984).

En la Reserva existen 2 tipos de tenencia de la tierra, 11 ejidos y 4 pequeñas propiedades. Las actividades económicas de estos habitantes están enfocadas a la producción de ganado bovino en forma extensiva, y en menor escala a la agricultura de temporal, la extracción de especies desérticas no maderables como la lechuguilla (*Agave lecheguilla*) y la candelilla (*Euphorbia antisiphylitica*) y, adicionalmente sólo en la región noreste a la extracción de sal (Barral, 1988; Kaus, 1993).

El trabajo se realizó en 4 sitios de la reserva: 1) rancho San Ignacio (Durango), (32 000 ha), se localiza 35 km al NO de Ceballos, en el municipio de Mapimí (Durango), incluye la pequeña propiedad denominada Rancho San Ignacio y Los Presones San Carlos y El General; el tipo de vegetación presente es matorral xerófilo (*Larrea tridentata*-*Prosopis glandulosa*, *Opuntia rastrera*, *Agave asperima*) y pastizal halófilo (*Pleuraphis mutica*, *Atriplex canescens* y *Suaeda nigrescens*). Es un sitio que en años anteriores se rentaba para pastoreo de ganado bovino, caprino y equino, pero durante el año de estudio no se observó la presencia de ganado. Muestra un grado de fragmentación en algunas zonas donde estuvo el ganado y cerca de los cuerpos de agua (presón). En este sitio se encuentra la estación de campo Laboratorio del Desierto, propiedad del Instituto de Ecología, A. C.; 2) ejido La Flor (Durango) (22 000 ha), se ubica 20 km al NO de Ceballos, en el municipio de Mapimí; tiene zonas de planicies, lomeríos y algunos cerros aislados, el tipo de vegetación dominante es matorral xerófilo de *L. tridentata*, *Flourenzia cernua* y *P. glandulosa* y vegetación halófila (*L. tridentata*, *P. glandulosa*, *S. nigrescens* y *P. mutica*).

Dentro del ejido se encuentra una pequeña población de 15 personas, aproximadamente, que se dedica a la ganadería extensiva de bovinos y equinos, principalmente, así como a actividades ecoturísticas. En este sitio se presenta un alto grado de fragmentación, consecuencia de la apertura de áreas de matorral xerófilo destinadas al pastoreo de ganado y actividades ecoturísticas, además de la evidente pérdida de suelo en muchas áreas; 3) ejido La Soledad (Chihuahua) (29 375 ha), localizado aproximadamente a 90 km al NE de Ceballos, en el municipio de Jiménez, Chihuahua; el tipo de asociación vegetal presente es matorral xerófilo (*L. tridentata*, *Acacia constricta*, *Lycium berlandieri*, *Acacia greggii* y *Yucca elata*); se encuentra en una gran extensión de dunas que dominan una planicie de areniscas con lomeríos. En este sitio habitan 2 familias que cultivan melón y sandía, además de la cría de ganado. La vegetación se mantiene conservada en la zona de dunas, a pesar del pastoreo, pero en algunas áreas de planicie, el suelo se encuentra muy compactado por el pisoteo del ganado, ocasionando que durante la época de lluvia estas áreas se inundan, y 4) ejido Santa María de Mohóvano (Coahuila) (14 375 ha), se encuentra aproximadamente a 56 km al NE de Ceballos, en el municipio de sierra Mojada, Coahuila; el tipo de vegetación es matorral xerófilo con dominancia de *P. glandulosa* y *F. cernua*, así como de *L. tridentata* y *Cordia parviflora*, algunos ejidatarios se dedican a la cría de ganado bovino de manera extensiva. En el sitio se presenta un grado de fragmentación alto, como son las zonas donde se encuentra el ganado, además, se presenta pérdida de suelo y vegetación. Finalmente, también en un sitio fuera de la reserva: sierra Del Diablo (Chihuahua) (Fig. 1), que se ubica a 150 km de Ceballos, en el municipio de Jiménez, Chihuahua, la vegetación de la zona es el matorral xerófilo con dominancia de *F. cernua*, *P. glandulosa*, *L. tridentata*, *Fouquieria splendens* y *Dasyliirion texanum*. Se encuentra en mejores condiciones de conservación con respecto a los otros sitios, probablemente por la ausencia de ganado.

Determinación de la dieta. La alimentación del coyote (*C. latrans*) se determinó mediante el análisis del contenido de sus excrementos, identificados por las características: forma, tamaño, color, olor y huellas asociadas (Aranda, 2000). Para ello, se hicieron visitas mensuales de marzo

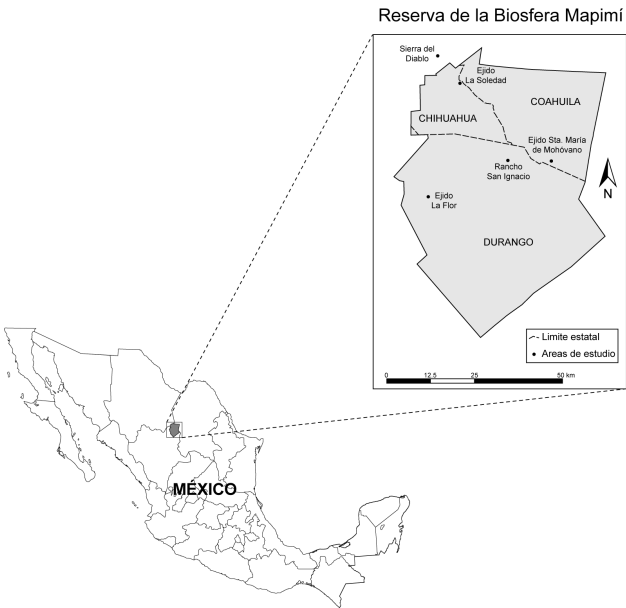


Figura 1. Localización geográfica del área de estudio.

de 2000 a marzo de 2001, con excepción de la sierra del Diablo donde solamente se muestreó en el mes de mayo de 2000. El esfuerzo de búsqueda de excrementos fue diferente en cada sitio; los meses visitados, el número de días trabajados, así como la distancia recorrida (Cuadro 1).

En cada sitio se realizaron recorridos intensivos a pie y con vehículo para la búsqueda de huellas y excrementos de coyote. Los excrementos colectados fueron lavados con detergente comercial, enjuagados y secados a una temperatura de 70° C para la eliminación de parásitos (Samson y Crête, 1997), los componentes fueron separados manualmente con ayuda de pinzas de disección. Para la identificación de los restos se utilizó una colección de referencia de huesos, plumas, dientes, escamas y partes de artrópodos del área de estudio. Los restos de mamíferos se cotejaron con los ejemplares de la Colección Científica del Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional (CIIDIR)-IPN, Unidad Durango y la Colección Nacional de Mamíferos del Instituto

Cuadro 1. Esfuerzo de colecta empleado en los cinco sitios de la región de Mapimi

	San Ignacio	La Flor	La Soledad	S María M	Sierra Diablo
Meses de recolecta	Feb, mar, abr, may, ago, nov	Ene, abr, ago, nov	Todos, excepción sep y oct	Abr, may, ago	Mayo
Distancia recorrida (km)	30	15	5	5	5
Número de días trabajados	25	9	25	7	1
Número de excrementos encontrados	67	8	96	20	10

de Biología, UNAM. Asimismo, para la identificación de los artrópodos y de los restos vegetales, se recurrió a los investigadores expertos en los grupos respectivos del Instituto de Ecología, A. C. y de la Universidad Juárez del Estado de Durango.

Los datos se analizaron por temporada seca y de lluvias, debido a las diferencias climáticas y abundancia o escasez de recursos; se presentan bajo 2 escalas: toda el área de trabajo y para cada uno de los sitios muestreados.

Para determinar la frecuencia relativa, se cuantificó el número de componentes alimenticios que aparecieron en los excrementos. Para calcular la aportación de biomasa de cada componente-presa; mamíferos y artrópodos; por temporada, se estimó la frecuencia relativa de cada componente presa y se multiplicó por el peso promedio. Se consideró un peso máximo de ingestión de 1 500 g, que equivale al 10% aproximado del peso corporal del coyote (Hidalgo et al., 1991). Los valores obtenidos se presentan en porcentaje. Los pesos de los componentes-presa se obtuvieron de la Colección de Mamíferos del CIIDIR y de la literatura (Viggers, 1990; Rodríguez-Estrella, 1993). El grupo de las aves y los reptiles no fueron considerados en los análisis, debido a que no se identificaron a nivel de especie.

Mediante pruebas de χ^2 se compararon las frecuencias relativas de consumo y la biomasa aportada por los componentes-presa, entre la temporada seca y de lluvia. Las aves, los reptiles y el material vegetal sólo se consideraron como presencia o ausencia en los excrementos, ya que no fue posible cuantificar su consumo.

La diversidad trófica en relación con los componentes consumidos se calculó por medio del índice de Shannon (H'), ya que es menos sensible a la frecuencia de componentes-presa dominantes (May, 1975; Krebs, 1989). Asimismo, para conocer la amplitud del nicho trófico se utilizó el índice de Levins (B') (Levins, 1968) y, finalmente, se calculó la equitatividad (J').

Resultados

Análisis de la dieta estacional. Se analizaron un total de 201 excrementos de coyote, 62 en la temporada de seca y 139 en la temporada de lluvia. Se identificaron 50 y 45 componentes alimenticios diferentes en cada temporada, respectivamente. De los 299 componentes-presas identificados en seca y 894 en lluvia, la mayor frecuencia fue de artrópodos; principalmente Acrididae, Cicadellidae, Coleoptera y Lepidoptera. En segundo lugar, estuvieron los mamíferos, siendo los lagomorfos los más abundantes, seguidos por los roedores (*Dipodomys* spp., *Chaetodipus* spp. y *Neotoma albigula*). La materia vegetal fue el tercer grupo de mayor frecuencia en ambas temporadas,

resaltando 4 elementos, *Hamatocactus hamatacanthus*, *Opuntia* sp., *P. glandulosa* var. *torreyana* y gramíneas (Cuadro 2). Con frecuencias menores se registraron los reptiles, sobresaliendo Pryn timermatidae, y las aves. Asimismo, se detectaron diferencias en las frecuencias de consumo de componentes alimenticios por temporada ($\chi^2 = 821.751$; 1 g. l.; $p < 0.05$).

La mayor biomasa en ambas temporadas la proporcionaron los mamíferos, destacando los lagomorfos (Cuadro 4). El aporte de biomasa tanto de los mamíferos ($\chi^2 = 75203.83$; 100 g. l. $p \geq 0.05$) como de los artrópodos ($\chi^2 = 29738.45$; 100 g. l.; $p \geq 0.05$) presentó diferencias.

La diversidad trófica (H') de los componentes alimentarios en la dieta del coyote para la temporada seca fue la mayor (1.18) respecto a la de lluvia (0.7). El índice de Levins (B') se calculó en 6.26 seca y 2.26 en lluvia, valores bajos en relación con la riqueza de especies, 327 seca y 985 en lluvia. La equitatividad muestra esta tendencia, 0.7 en secas y 0.4 en lluvias.

Análisis de la dieta por sitios. 1), Rancho San Ignacio. En ambas temporadas, los artrópodos constituyeron el componente alimenticio con mayor frecuencia y las de menor frecuencia fueron las aves (Cuadro 3). En cuanto a la diversidad trófica, equitatividad y amplitud del nicho de especies-presa, ésta fue mayor durante la temporada seca, respecto a la temporada de lluvias (Cuadro 5); 2), ejido La Flor. Durante la temporada seca el mayor porcentaje de frecuencia correspondió a los artrópodos, principalmente Acrididae, y el porcentaje más bajo correspondió a los reptiles y aves. Los mamíferos fueron los más consumidos en la temporada de lluvia, destacando *S. audubonii*. El resto de los grupos estuvieron poco representados (Cuadro 3). En la temporada seca se registró la mayor diversidad trófica, con respecto a la de lluvia (Cuadro 5). Por el contrario, la amplitud del nicho trófico y la equitatividad fue menor en la temporada seca; 3), ejido La Soledad. Durante ambas temporadas, el mayor porcentaje correspondió a los artrópodos, sobresaliendo Acrididae, Cicadellidae, Lepidoptera, seguidos por los mamíferos, donde los roedores y lagomorfos fueron los más consumidos. Los reptiles, aves y vegetales tuvieron una baja frecuencia en las 2 temporadas (Cuadro 3). Los valores registrados de diversidad trófica, equitatividad y amplitud del nicho trófico fueron más altos en la temporada seca que en la de lluvias (Cuadro 5); 4), ejido San María de Mohóvano. Durante ambas temporadas, los artrópodos presentaron la mayor frecuencia, seguido por los mamíferos; principalmente *L. californicus* y *S. audubonii*; las aves y los reptiles, donde destaca la familia Pryn timermatidae. Los vegetales estuvieron ausentes en las 2 temporadas (Cuadro 3). La diversidad trófica, amplitud del nicho trófico y la equitatividad fue considerablemente

Cuadro 2. Espectro alimentario del Coyote (*Canislatrans*) en la RB Mapimí, durante las temporadas de seca y lluvia

<i>Componentes alimenticios</i>	<i>Secas</i>		<i>Lluvias</i>	
	<i>Frecuencia</i>	<i>%</i>	<i>Frecuencia</i>	<i>%</i>
Mamíferos				
<i>Odocoileushemionus</i>	1	0.31	1	0.10
Chiva	1	0.31	3	0.30
<i>Pecaritajacu</i>			4	0.41
Leporidae	4	1.22	14	1.42
<i>Lepuscalifornicus</i>	13	3.98	18	1.83
<i>Sylvilagusaudubonii</i>	9	2.75	20	2.03
Sciuridae			2	0.20
<i>Spermophilusvariegatus</i>	1	0.31	3	0.30
<i>Spermophilusspilosoma</i>	1	0.31		
<i>Spermophilus</i> sp.	1	0.31	7	0.71
<i>Thomomysumbrinus</i>	1	0.31	1	0.10
<i>Dipodomys</i> sp.	2	0.61	5	0.51
<i>Reithrodontomys</i> sp.			2	0.20
<i>Chaetodipusnelsoni</i>	1	0.31		
<i>Chaetodipus</i> sp.	4	1.22	6	0.61
<i>Peromyscus</i> sp.	1	0.31	2	0.20
<i>Neotomaalbigula</i>	6	1.83	6	0.61
Roedor no identificado	8	2.45	10	1.02
No identificados	11	3.36	21	2.13
	65	19.88	125	12.69
Aves				
No identificadas	6	1.83	23	2.34
	6	1.83	23	2.34
Reptiles				
Lacertilia	1	0.31	3	0.30
Phrynosomatidae	11	3.36	16	1.62
Serpentes	4	1.22	7	0.71
	16	4.89	26	2.64
Artrópodos				
Chilopoda	4	1.22		
Scorpionidae	2	0.61		
Solifugae	11	3.36	2	0.20
Arachnidae	3	0.92	1	0.10
			4	0.41
Odonato				
Acrididae	121	37.00	651	66.09
Gryllidae	1	0.31	1	0.10
Phasmidae			2	0.20
Cicadellidae	15	4.59		
Coleoptera	34	10.40	8	0.81
Scarabeidae	1	0.31	10	1.02
Melolonthinae	4	1.22	3	0.30
Tenebrionidae			1	0.10
Cerambycidae	5	1.53	3	0.30
Curculionidae			2	0.20
Hymenoptera	4	1.22		
Lepidoptera	3	0.92	30	3.05
No identificados	4	1.22	2	0.20
	212	64.83	720	73.10
Materia vegetal				
Asteracea			1	0.10
<i>Hamatocactushamatacanthus</i>	1	0.31	18	1.83
<i>Opuntia violacea</i>			5	0.51
<i>Opuntia leptocaulis</i>	1	0.31	1	0.10

Cuadro 2. Continúa

Componentes alimenticios	Secas		Lluvias	
	Frecuencia	%	Frecuencia	%
<i>Opuntia</i> sp.	4	1.22	12	1.22
Gramineae	5	1.53	19	1.93
Leguminosae	1	0.31	1	0.10
<i>Prosopis glandulosa</i> var. <i>torreyana</i>	9	2.75	17	1.73
<i>Zanthoxylum</i> sp.			1	0.10
<i>Ziziphus obtusifolia</i>	1	0.31		
<i>Celtis pallida</i>			1	0.10
Sandía			2	0.20
Naranja	2	0.61	2	0.20
Solanaceae	1	0.31		
No identificadas	2	0.61	7	0.71
	27	8.26	87	8.83
Basura	1	0.31	2	0.20
	1	0.31	2	0.20
Otros restos			2	0.20
			2	0.20
Riqueza	327		985	

mayor en la temporada de seca que en lluvia, una causa probable es la variación en el tamaño de la muestra, ya que para la temporada seca se analizaron 18 excrementos, y en la de lluvia sólo 2 (Cuadro 5), y 5), Sierra del Diablo. Se presentaron con mayor frecuencia los artrópodos, seguidos por los mamíferos. Las aves y los reptiles estuvieron ausentes en los excrementos, y de materia vegetal sólo se registraron frutos de mezquite (Cuadro 3).

Discusión

En el norte de la RBM el coyote se mostró como un depredador con una fuerte tendencia al consumo de artrópodos en ambas temporadas, en tanto que en el consumo de mamíferos, aves y reptiles, se comportó como un depredador generalista. En los 5 sitios estudiados la alimentación del coyote estuvo constituida, principalmente por artrópodos y mamíferos, y en menor frecuencia por la materia vegetal, los reptiles y las aves. El consumo de basura y otros restos no identificados, no fue relevante.

El grupo de mamíferos más consumido en ambas temporadas, fueron los lagomorfos, con excepción del ejido Santa María de Mohóvano, donde su frecuencia fue muy baja en la temporada de lluvia. La importancia de los lagomorfos en la dieta de este carnívoro concuerda con los resultados obtenidos en trabajos anteriores y posteriores a éste, en la Reserva de la Biosfera Mapimí (Hernández y Delibes, 1994; Hernández et al., 1994; Hernández et al., 2002; Martínez, 2005) y en otras zonas áridas del país (Arnaud, 1993; Grajales-Tam et al., 2003). En estudios realizados en la RBM y en otras zonas áridas de México

(Delibes et al., 1986; Arnaud, 1993; Hernández y Delibes, 1994; Hernández et al., 1994; Sanabria et al., 1995; Sanabria et al., 1996; Grajales-Tam, 1998; Hernández et al., 2002; Grajales-Tam et al., 2003; Martínez, 2005), se ha encontrado que la densidad de roedores aumenta entre mayor es la precipitación, disponibilidad y abundancia de especies de plantas que ellos consumen (Hernández et al., 2005; Cortés-Calva y Álvarez-Castañeda, 2002). Asimismo, según Martínez (2005), la abundancia de roedores es mayor en el matorral (58.8 ± 18.3 individuos) que en el pastizal (18.3 ± 6.9 individuos) del rancho San Ignacio, lo que coincide con lo encontrado en el presente estudio, ya que en este sitio su consumo fue mayor que en los 4 sitios restantes, figurando la rata de campo (*N. albigula*) como la más frecuente. De acuerdo con nuestros resultados, las presas ocasionales en la dieta del coyote fueron *Odocoileus hemionus* y *Pecari tajacu*. El consumo de *O. hemionus* en la temporada de lluvia coincide con su época de pariciones (julio y agosto); según Gese et al. (1988), la depredación hacia cervatillos ocurre por ser éstos más vulnerables que los adultos; sin embargo, en este trabajo no fue posible determinar la edad y cómo fue consumida la presa, si por carroña o cazada, ya que la disponibilidad de animales muertos intervienen varios factores, como enfermedades, organismos atropellados, complicaciones en los nacimientos de las crías y otros factores posparto (Springer y Smith, 1981; Pederson y Tuckfield, 1983). Con respecto a estudios previos y posteriores a éste, el consumo de venado fue de 1.7%, aproximadamente (Hernández y Delibes, 1994; Martínez, 2005), este resultado es igual al obtenido en este trabajo,

Cuadro 3. Espectro alimentario del coyote (*Canis latrans*) en cinco sitios de la RB Mapimí (%frecuencia) durante la temporada de seca y lluvia

<i>Componentes alimenticios</i>	<i>San Ignacio</i>		<i>La Flor</i>		<i>La Soledad</i>		<i>S. María M</i>		<i>SDiablo</i>
<i>Temporada</i>	<i>Sec</i>	<i>Lluv</i>	<i>Sec</i>	<i>Lluv</i>	<i>Sec</i>	<i>Lluv</i>	<i>Sec</i>	<i>Lluv</i>	<i>Sec</i>
<i>Número de excretas</i>	<i>(17)</i>	<i>(50)</i>	<i>(4)</i>	<i>(4)</i>	<i>(13)</i>	<i>(83)</i>	<i>(18)</i>	<i>(2)</i>	<i>(10)</i>
Mamíferos									
<i>Odocoileus hemionus</i>	1.69	0.21							
Chiva		0.21				0.41	1.69		
<i>Pecaritia jacu</i>		0.63				0.21			
Leporidae	1.69	1.05	1.11		2.11	1.87			
<i>Lepus californicus</i>	3.39	0.63			3.16	3.11	11.86		4.17
<i>Sylvilagus audubonii</i>		0.63		25	3.16	2.90	8.47	5.26	4.17
Sciuridae		0.21				0.21			
<i>Spermophilus variegatus</i>		0.42				0.21	1.69		
<i>Spermophilus pilosoma</i>							1.69		
<i>Spermophilus</i> sp.		0.63			1.05	0.83			
<i>Thomomys umbrinus</i>		0.21			1.05				
<i>Dipodomys</i> sp.	1.69	0.84				0.21			4.17
<i>Reithrodontomys</i> sp.		0.42							
<i>Chaetodipus nelsoni</i>					1.05				
<i>Chaetodipus</i> sp.		0.42			2.11	0.83			8.33
<i>Peromyscus</i> sp.					1.05	0.41			
<i>Neotoma albigula</i>	5.08	0.42			2.11	0.83	1.69		
Roedor no identificado	5.08	0.42	1.11		1.05	1.66	3.39		4.17
No identificados	3.39	2.10		12.5	3.16	2.07	5.08		12.50
	22.03	9.45	2.22	37.5	21.05	15.77	35.59	5.26	37.50
Aves									
No identificadas	3.39	1.05	1.11	12.5	2.11	3.53	1.69		
	3.39	1.05	1.11	12.5	2.11	3.53	1.69		
Reptiles									
Lacertilia		0.63	1.11						
Phrynosomatidae	5.08	1.89	1.11		4.21	1.45	5.08		
Serpentes	5.08	0.84			1.05	0.62			
	10.17	3.36	2.22		5.26	2.07	5.08		
Artrópodos									
Chilopoda					1.05				12.50
Scorpionidae									8.33
Solifugae		0.21	5.56		2.11	0.21	6.78		
Arachnidae			3.33			0.21			
Odonato						0.83			
Acrididae	1.69	76.26	63.33	25	46.32	55.81	28.81	89.47	8.33
Gryllidae		0.21			1.05				
Phasmidae		0.21				0.21			
Cicadellidae			1.11		9.47		8.47		
Coleoptera	37.29	1.05	7.78		3.16	0.62	1.69		4.17
Scarabeidae	1.69	0.21				1.87			
Melolonthinae			3.33			0.62	1.69		
Tenebrionidae		0.21							
Cerambycidae	3.39	0.42				0.21			12.50
Curculionidae						0.41			
Hymenoptera			4.44						
Lepidoptera	1.69				2.11	6.22			
No identificados			2.22		2.11	0.41			
	45.76	78.78	91.11	25	67.37	67.63	47.46	89.47	45.83
Materia vegetal									
Asteracea						0.21	1.69		
<i>Hamatocactus</i>		2.73				1.04			
<i>hamatacanthus</i>									

Cuadro 3. Continúa

Componentes alimenticios	San Ignacio		La Flor		La Soledad		S. María M		S Diablo
	Sec	Lluv	Sec	Lluv	Sec	Lluv	Sec	Lluv	Sec
Temporada	(17)	(50)	(4)	(4)	(13)	(83)	(18)	(2)	(10)
Número de excretas									
Opuntia violacea		0.42				0.62			
Opuntia leptocaulis	1.69					0.21	1.69		
Opuntiasp.	5.08	0.42		25		1.66	1.69		
Gramineae	1.69	1.47	2.22		1.05	2.49			
Leguminosae		0.21			1.05		3.39		
Prosopis glandulosa var. torreyana	5.08	0.63				2.90			16.67
Zanthoxylumsp.		0.21							
Ziziphusobtusifolia			1.11						
Celtispallida						0.21			
Sandia						0.41			
Naranja	3.39	0.42							
Solanaceae					1.05		1.69		
No identificadas	1.69	0.21				1.04		5.26	
	18.64	6.72	3.33	25		10.79	10.17	5.26	16.67
Basura		0.42			1.05				
		0.42			1.05				
Otros restos		0.21				0.21			
		0.21				0.21			
Riqueza	21	39	15	5	26	41	20	3	12

donde sólo se registró esta especie en el rancho San Ignacio. En cuanto a *P. tajacu*, su consumo se puede relacionar con la liberación de un grupo de individuos días antes en el rancho San Ignacio, a que en días posteriores se encontró un individuo muerto en las faldas del cerro San Ignacio, previo a esta liberación, el jabalí de collar sólo se había registrado en los pies de monte de la sierra Calcárea y en los cerros Corona, sierras que rodean el área de la Reserva.

El coyote es señalado por los ganaderos de la región como un depredador de su ganado caprino y bovino, sin embargo, los resultados obtenidos muestran una frecuencia baja en el consumo de estas presas. Estos resultados coinciden con los encontrados en estudios previos (Hernández et al., 1994) y posteriores (Martínez, 2005), realizados en la RBM. Además de lo encontrado por Lafón-Terrazas (1987) reportan que la depredación del coyote hacia becerros en el estado de Chihuahua es baja, entre 1 y 4%, cifras no significativas. Estos resultados concuerdan con lo que generalmente se sabía, el consumo de ganado en la dieta del coyote es bajo o nulo, motivo por el cual, no se justifica la cacería de este carnívoro en la zona. Sin embargo, es posible que el coyote se convierta en una especie problema para el hombre, en los lugares donde disminuya o se termine su alimento, de tal manera que se enfocaría a consumir especies domésticas.

El consumo de aves fue muy bajo en los 5 sitios muestreados y en las 2 temporadas. Estos resultados

coinciden con lo encontrado por Hernández et al. (1994) y Martínez (2005). Samson y Crête (1997) destacan que el consumo sobre este grupo debe ser bajo, ya que son presas difíciles de cazar por sus altas capacidades de vuelo y algunas de evasión (Rodríguez-Estrella, 1993).

La frecuencia con que fueron consumidos los reptiles fue baja en las 4 zonas, en la sierra del Diablo no se presentaron, y en ambas temporadas, aunque ligeramente mayor en la temporada seca, sobresaliendo la familia Phrynosomatidae. Estos resultados difieren de lo encontrado en el trabajo realizado en el rancho San Ignacio, Martínez (2005) cita que los reptiles no fueron consumidos por el coyote, probablemente porque se encuentran menos activos en los meses de marzo y noviembre, a consecuencia de la baja temperatura ambiental, época en la que se realizó el estudio. Es posible que estas diferencias en los resultados entre los 2 trabajos estén relacionadas debido a varias causas: sitios muestreados; el tiempo del estudio; la calidad en el análisis de la muestra, general o minucioso, o la disponibilidad estacional de los reptiles.

Se ha establecido que los coyotes consumen artrópodos, ya sea por la ausencia de mamíferos o por la alta disponibilidad de éstos durante la temporada de lluvia (McClure et al., 1995). En el norte de la RBM los artrópodos constituyen una parte importante en la dieta del coyote, independientemente de la abundancia de otras presas, en este estudio se encontró que durante la temporada de lluvia las presas con mayor abundancia y disponibilidad

Cuadro 4. Valores de biomasa relativa de las especies-presa de mamíferos y artrópodos identificadas en los excrementos de coyote, de la época seca y de lluvias

Especies-presa	Peso (g)	Biomasa (%)	
		Secas	Lluvias
Mamíferos			
<i>Odocoileushemionus</i>	1500	3.00	1.20
Chiva	1500	3.00	3.61
<i>Pecaritajacu</i>	1500		4.81
Leporidae	1500	11.99	16.83
<i>Lepuscalifornicus</i>	1500	38.96	21.64
<i>Sylvilagusaudubonii</i>	600	10.79	9.62
Sciuridae	299		0.48
<i>Spermophilusvariegatus</i>	555	1.11	1.33
<i>Spermophiluspilosoma</i>	92	0.18	
<i>Spermophilus</i> sp.	249	0.50	1.40
<i>Thomomysumbrinus</i>	91	0.18	0.07
<i>Dipodomys</i> sp.	50	0.20	0.20
<i>Reithrodontomys</i> sp.	14		0.02
<i>Chaetodipusnelsoni</i>	14	0.03	
<i>Chaetodipus</i> sp.	78	0.62	0.38
<i>Peromyscus</i> sp.	19	0.04	0.03
<i>Neotomaalbigula</i>	211	2.53	1.01
Roedor no identificado	83	1.33	0.67
No identificados	547.5	12.03	9.22
Totales		86.47	72.52
Artrópodos			
Chilopoda	10	0.08	
Scorpionidae	45	0.18	
Solifugae	1	0.02	0.00
Arachnidae	2	0.01	0.00
Odonato			
Acrididae	52	12.57	27.14
Gryllidae	130	0.26	0.10
Phasmidae	10		0.02
Cicadellidae	2	0.06	
Coleoptera			
Scarabeidae	4	0.01	0.03
Melolonthinae	10	0.08	0.02
Tenebrionidae	7		0.01
Cerambycidae	5	0.05	0.01
Curculionidae	9		0.01
Hymenoptera	3	0.02	
Lepidoptera	4	0.02	0.10
No identificados	20	0.16	0.03
Totales		13.53	27.48

son los artrópodos, a pesar de que proporcionan una menor biomasa. Los artrópodos, principalmente Acrididae y Coleoptera, fueron las presas más consumidas a lo largo del año en los 5 sitios de estudio, indicando que el coyote es un especialista en el consumo de este tipo de presas. En cambio, Hernández et al. (1994) y Martínez (2005) mencionan que en la Reserva de la Biosfera Mapimí hay un bajo o nulo consumo de artrópodos, dependiendo de su abundancia estacional. De acuerdo con Polis (1991), las

poblaciones de artrópodos son abundantes en el desierto, y el coyote ha aprovechado esta situación, mostrando una preferencia por este grupo de presas.

El consumo de materia vegetal, principalmente frutos, estuvo relacionado con el periodo de fructificación de *H. hamatacanthus*, *Opuntia* sp. y *P. glandulosa*, especies más frecuentes en la dieta, sobre todo, en la temporada seca. En cuanto a las gramíneas, quizás fueron ingeridas accidentalmente por los coyotes en la captura de algunas de sus presas, pues generalmente se encontraban con restos de Acrididae, aunque algunos autores mencionan que son ingeridas a propósito, ya que actúan como un agente desparasitante (Arnaud, 1992) o, por otra parte, Hawthorne (1972) sugiere que las gramíneas son ingeridas accidentalmente en la captura de sus presas.

Espacialmente, se observó un mayor consumo de materia vegetal en los sitios con menor grado de modificación; rancho San Ignacio, La Soledad y sierra del Diablo; donde la comunidad de cactáceas se mantiene en mejor estado, con respecto a los otros 2 sitios.

De la misma manera, se puede señalar para el caso de los mamíferos, los roedores del género *Reithrodontomys* (*R. fulvescens* y *R. megalotis*, especies presentes en la zona de estudio), están asociados a ambientes conservados, son especies raras en el rancho San Ignacio (Hernández et al., 2005). Se ha reportado que *O. hemionus* en el desierto chihuahuense, prefiere áreas con menor disturbio humano, densidad de caminos, asentamientos y población, además de zonas con cerros donde la pendiente es mayor (Laundré et al., 2009; Sánchez-Rojas y Gallina 2000a, b), fue en este sitio en el cual se encontraba este tipo de ambiente y condiciones, en donde se registró el consumo de estas especies. En muchos estudios, se menciona que la dieta del coyote varía en función de la disponibilidad y abundancia de sus presas, de las condiciones particulares de cada sitio y de la época del año (Andelt et al., 1987; Servín y Huxley, 1991; Grajales-Tam, 1998; Young et al., 2006).

La diversidad trófica fue mayor en la temporada seca, aunque menor a la reportada en otras zonas desérticas (Hernández et al., 1994), quizás por el alto consumo de artrópodos durante la temporada de lluvia, donde se comportó como un depredador oportunista que consume frutos y artrópodos cuando éstos son muy abundantes. El registro del nicho trófico más amplio para la temporada seca, y los valores bajos de equitatividad, confirman esta hipótesis, a pesar de la abundancia de lagomorfos en la Reserva (Marín et al., 2003; Portales, 2006), el coyote consume también presas pequeñas cuando éstas son abundantes y están disponibles, como los artrópodos que requieren de menos tiempo y gasto energético en su captura. En muchos estudios, se menciona que la dieta del coyote varía en función de la disponibilidad y abundancia

Cuadro 5. Índice de diversidad trófica de Shannon (H') equitabilidad o equirepartición (J') y amplitud del nicho trófico (B'), de la frecuencia de especies-presa del coyote de los 5 sitios en la RBM

Índices	San Ignacio		La Flor		La Soledad		S. María M		S. Diabolo
	Sec	Lluv	Sec	Lluv	Sec	Lluv	Sec	Lluv	Sec
H'	1.07	0.58	0.77	0.68	1	0.91	1.09	0.18	1.45
J'	0.81	0.36	0.65	0.97	0.7	0.57	0.84	0.37	1.34
B'	6.14	1.71	0.62	4.57	4.28	3.1	7.89	1.24	2.4

de sus presas; asimismo, los cambios en la sucesión vegetal, la competencia interespecífica también influyen en la movilidad de este carnívoro hacia otras áreas (Andelt et al., 1987; Servín y Huxley, 1991; Young et al., 2006), factores que seguramente influyen en la dieta del coyote en esta zona de estudio.

Los patrones, temporal y espacial, en el consumo de componentes alimenticios y la cantidad de cada uno de ellos, pueden estar influenciados por la disponibilidad y abundancia de los mismos, así como la facilidad de ser obtenidos, muestran la conducta oportunista del coyote. Las áreas mejor conservadas, al parecer, proporcionan una variedad mayor de recursos. Sin embargo, esta comparación resulta incierta, al considerar que hubo una diferencia importante en el esfuerzo de colecta para cada sitio, así como en el nivel de determinación de los componentes alimentarios registrados y, por consiguiente, en el número de los mismos, situación que repercute de manera directa en los resultados.

Finalmente, los resultados de este estudio confirman que el coyote es un depredador generalista, omnívoro y oportunista; con una fuerte tendencia a consumir artrópodos durante ambas temporadas, en todos los sitios de estudio; aunque la mayor aportación de biomasa la obtenga de los mamíferos.

Agradecimientos

Agradecemos al Instituto de Ecología, A. C. por el apoyo logístico y académico que otorgó durante el estudio. Al Dr. Luis Carlos Fierro por la idea y la oportunidad que brindó al trabajar en este estudio. A la familia Herrera Rojas por el apoyo en el trabajo de campo y hospitalidad en el Laboratorio del Desierto. A las instancias que colaboraron y apoyaron con las colecciones científicas de vertebrados: Instituto de Biología (UNAM), Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Durango. Asimismo, a los Dres. Carlos Montaña-Carubelli, Vicente Hernández-Ortiz y Celia López-González por su apoyo en la identificación de los restos de plantas, artrópodos y mamíferos, respectivamente, así como al Biól. Raúl Muñoz-Martínez por la identificación de los reptiles. A la Biol.

Patricia Mayoral-Loera por la revisión del manuscrito, al Dr. Jorge Nosedal por la traducción al idioma inglés y a Damián Piña-Bedolla por la elaboración del mapa. A las personas que ayudaron en el trabajo de campo: Francisco Herrera, Sr. Reyes, Lupita Román, Omar Castro Montenegro, y a Lupita Ortiz y Antonio Guerra en el trabajo administrativo.

Literatura citada

- Andelt, W. F., J. G. Kie, F. F. Knowlton y K. Cardwell. 1987. Variation in coyote diets associated with season and successional changes in vegetation. *Journal Wildlife Management* 51:273-277.
- Aranda, M. 2000. Huellas y otros rastros de los mamíferos grandes y medianos de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad e Instituto de Ecología, A. C., Xalapa, Veracruz, México. 212 p.
- Aranda, M., N. López y L. López. 1995. Hábitos alimentarios del coyote (*Canis latrans*) en la sierra del Ajusco, México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 65:89-99.
- Arnaud, G. 1992. Ecología alimenticia del coyote (*Canis latrans*) en una región ganadera del norte del estado de Nuevo León, México. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 62 p.
- Arnaud, G. 1993. Alimentación del coyote (*Canis latrans*) en Baja California Sur, México. In R. A. Medellín y G. Ceballos-González (eds.). Avances en el estudio de los mamíferos de México. Publicaciones Especiales, vol. 1. Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C. México, D. F. 464 p.
- Bekoff, M. 1977. *Canis latrans*. *Mammalian species* 79:1-9.
- Barral, H. 1988. El hombre y su impacto en los ecosistemas a través del ganado. In Estudio integrado de los recursos vegetación, suelo y agua en la Reserva de la Biosfera de Mapimí, I. Ambiente natural y humano, C. Montana (ed.). Instituto de Ecología, A. C. México, D. F. p. 241-268.
- Chacón-De la Cruz, J. E. 1994. La alimentación del coyote en relación con la disponibilidad de alimento en la Reserva de la Biosfera "La Michilía", Durango. Tesis, Esc. Superior de Biología, Universidad Juárez del Estado de Durango. Gómez Palacio, Durango. 70 p.
- Conanp (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). 2006. Programa de conservación y manejo Reserva de la Biosfera Mapimí, México. 182 p.
- Cornet, A. 1984. Análisis de datos climáticos de la "Estación

- Laboratorio del Desierto”, Reserva de la Biosfera Mapimí. Documento técnico. Instituto de Ecología, A. C. México, D. F. 26 p.
- Cortés-Calva, P. y S. T. Álvarez-Castañeda. 2002. Rodent density anomalies in scrubs vegetation areas as a response to ENSO 1997-98 in Baja California Sur, Mexico. *Geofísica International* 42:547-551.
- Delibes, M., L. Hernández y F. Hiraldo. 1986. Datos preliminares sobre la ecología del coyote y gato montés en el sur del desierto chihuahuense México. *Historia Natural* 6:77-82.
- Delibes, M., L. Hernández y F. Hiraldo. 1989. Comparative food habits of three carnivores in Western Sierra Madre, Mexico. *Zeitschrift für Saugetierkunde* 54:107-110.
- Ferrel, C. M., H. R. Leach y D. F. Tillotson. 1953. Food habits of the coyote in California. *Publications Federal Aid in Wildlife Restoration Project W-25-R. California*. p. 303-340
- Fox, M. W. 1983. Coyote. In *The wild canids: their systematic, behavioral ecology and evolution*, R. E. Krieger (ed.). Publishing Company Inc., Malabar, Florida. 508 p.
- García, E. 1981. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 252 p.
- García-Arévalo, A. 2002. Vascular plants of the Mapimí Biosphere Reserve, Mexico: A checklist. *SIDA* 20:797-807.
- Gese, E. M., O. J. Rongstad y W. R. Mitten. 1988. Relationship between coyote group size and diet in Southeastern Colorado. *Journal Wildlife Management* 52:647-653.
- Gier, H. T. 1975. Ecology and social behavior of the coyote. In *The wild canids*, M. W. Fox (ed.). New York. p. 247-262.
- González, P. G., V. M. Sánchez, L. I. Iñiguez y E. Santana. 1992. Patrones de actividad del coyote (*Canis latrans*), la zorra gris (*Urocyon cinereoargenteus*) y el tlacuache (*Didelphis virginiana*) en la sierra de Manantlán, Jalisco. *Anales Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 63:293-299.
- Grajales-Tam, K. 1998. Dieta estacional del coyote (*Canis latrans*) en el desierto de El Vizcaíno, Baja California Sur y su impacto potencial sobre el berrendo peninsular (*Antilocapra americana peninsularis*). Tesis, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Tlalnepantla, Estado de México. 112 p.
- Grajales-Tam, K. M., R. Rodríguez-Estrella y J. Cancino. 2003. Dieta estacional del coyote *Canis latrans* durante el periodo 1996-1997 en el desierto de El Vizcaíno, Baja California Sur, México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 89:17-28.
- Guerrero, S., M. H. Badii, S. S. Zalapa y A. E. Flores. 2002. Dieta y nicho de alimentación del coyote, zorra gris, mapache y jaguarundi en un bosque tropical caducifolio de la costa sur del estado de Jalisco, México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 86:119-137.
- Guerrero, S., M. H. Badii, S. S. Zalapa y J. A. Arce. 2004. Variación espacio temporal en la dieta del coyote en la costa norte de Jalisco, México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 20:145-157.
- Hawthorn, V. W. 1972. Coyote food habits in Sagehen Creek Basin, northeastern California. *California Fish and Game* 58:4-12.
- Hernández, L. y M. Delibes. 1994. Seasonal food habits of coyotes, *Canis latrans*, in the Bolson de Mapimí, Southern Chihuahuan Desert, Mexico, *Zeitschrift für Saugetierkunde* 59:82-86.
- Hernández, L., M. Delibes y F. Hiraldo. 1994. Role of reptiles and arthropods in the diet of coyotes in extreme desert areas of northern Mexico. *Journal of Arid Environments* 26:165-170.
- Hernández, L., R. R. Parmenter, J. W. Dewitt, D. C. Lightfoot y J. W. Laundré. 2002. Coyote diets in the Chihuahuan Desert, more evidence for optimal foraging. *Journal of Arid Environments* 51:613-624.
- Hernández, L., A. González-Romero, J. W. Laundré, D. Lightfoot, E. Aragón y J. López-Portillo. 2005. Changes in rodent community structure in the Chihuahuan Desert Mexico: comparisons between two habitats. *Journal of Arid Environments* 60:239-257.
- Hidalgo, F., M. Delibes, J. Bustamante y R. Rodríguez-Estrella. 1991. Overlap in the diets of diurnal raptors breeding at the Michilía Biosphere, Durango, Mexico. *J. Raptor Res* 25:258-29.
- Hidalgo-Mihart, M. G. 2004. Ecología espacial del coyote (*Canis latrans*) en un bosque tropical caducifolio de la costa de Jalisco, México. Tesis, Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Veracruz. 94 p.
- Hidalgo-Mihart, M. G., L. Cantú-Salazar, C. A. López-González, E. Martínez-Meyer y A. González-Romero. 2001. Coyote (*Canis latrans*) food habits in a tropical deciduous forest of western México. *American Midland Naturalist* 146:210-216.
- Kaus, A. 1993. Environmental perceptions and social relations in the Mapimí Biosphere Reserve. *Conservation Biology* 7:398-406.
- Kitchen, A. M., E. M. Gese y E. R. Schauster. 2000. Long-term spatial stability of coyote (*Canis latrans*) home range in southeastern Colorado. *Canadian Journal of Zoology* 78:458-464.
- Krebs, C. J. 1989. *Ecological methodology*. Harper Collins Publisher. New York. 654 p.
- Lafón-Terrazas, A. 1987. Análisis de factores que influyen en la pérdida de becerros por depredación del coyote *Canis latrans* en cuatro áreas del estado de Chihuahua. Tesis, Facultad de Zootecnia, Universidad Autónoma de Chihuahua. Chihuahua, Chihuahua. 84 p.
- Laundré, J. W., J. Loredó, L. Hernández y D. Núñez. 2009. Evaluating potential factors affecting puma *Puma concolor* abundance in the Mexican Chihuahuan Desert. *Wildlife Biology* 15:207-212.
- Levins, R. 1968. *Evolution in changing environments*. Princeton University Press, Princeton. 117 p.
- Lingle, S. y S. M. Pellis. 2002. Fight or flight? Antipredator behavior and escalation of coyote encounters with deer. *Oecologia* 131:154-164.
- List, R. 1997. Ecology of the kit fox (*Vulpes macrotis*) and coyote (*Canis latrans*) and the conservation of the prairie

- dog ecosystem in northern México. Tesis, Universidad de Oxford, Oxford. 189 p.
- López, J. H. y M. H. Badii. 2000. Depredación de crías de venado cola blanca (*Odocoileus virginianus texanus*) por coyote (*Canis latrans*) en una unidad de manejo y aprovechamiento del norte de Nuevo León, México. *Acta Zoológica Mexicana* (nueva serie) 81:135-138.
- Marín, A. I., L. Hernández y J. W. Laundré. 2003. Predation risk and food quantity in the selection of habitat by black-tailed jackrabbit (*Lepus californicus*): an optimal foraging approach. *Journal of Arid Environments* 55:101-110.
- Martínez, J. 2005. Forrajeo óptimo del coyote en la Reserva de la Biosfera de Mapimí. Tesis, Instituto de Ciencias Biomédicas, Universidad Autónoma de Ciudad Juárez. Ciudad Juárez, Chihuahua. 54 p.
- May, R. M. 1975. Patterns of species abundance and diversity. In *Ecology and evolution of communities*, M. L. Cody y J. M. Diamond (eds.). Belknap Press, Harvard University Press, Cambridge. p. 81-120.
- McClure, M. F., N. S. Smith y W. W. Shaw. 1995. Diets of coyotes near the boundary of Saguaro National Monument and Tucson, Arizona. *The Southwestern Naturalist* 40:101-104.
- Nellis, C. y L. B. Keith. 1976. Population dynamics of coyotes in Central Alberta, 1964-1968. *Journal Wildlife Management* 40:389-399.
- Pederson, J. C. y R. C. Tuckfield. 1983. A comparative study of coyote habits on two Utah deer herds. *Great Basin Naturalist* 43:432-437.
- Polis, G. A. 1991. The ecology of desert communities. University of Arizona. 437 p.
- Portales, B. G. L. 2006. Reproducción y abundancia de la liebre (*Lepus californicus*) en la Reserva de la Biosfera Mapimí, en el desierto chihuahuense México. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 109 p.
- Rodríguez-Estrella, R. 1993. Ecología trófica y reproductiva de seis especies de aves rapaces en la Reserva de la Biosfera de Mapimí, Durango, México. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 181 p.
- Samson, C. y M. Crête. 1997. Summer food habits and population density of coyotes *Canis latrans*, in boreal forests of Southeastern Québec. *Canadian Field Naturalist* 111:227-233.
- Sanabria, B., A. Ortega-Rubio y C. Arguelles-Méndez. 1995. Food habits of the coyote in the Vizcaino Desert, Mexico. *The Ohio Journal of Science* 95:289-291.
- Sanabria, B., C. Arguelles-Méndez y A. Ortega-Rubio. 1996. Occurrence of the endangered pronghorn *Antilocapra americana peninsularis* in coyote diets from Northwestern Mexico. *Texas Journal of Science* 48:159-162.
- Sánchez-Rojas, G. y S. Gallina. 2000a. Factors affecting habitat use by mule deer (*Odocoileus hemionus*) in the central part of the Chihuahuan Desert, Mexico: an assessment with univariate and multivariate methods. *Ethology Ecology and Evolution* 12:405-417.
- Sánchez-Rojas, G. y S. Gallina. 2000b. Mule deer (*Odocoileus hemionus*) density in a landscape element of the Chihuahuan Desert, Mexico. *Journal of Arid Environments* 44:357-368.
- Servin, J. y C. Huxley. 1991. La dieta del coyote en un bosque de encino-pino de la sierra Occidental de Durango, México. *Acta Zoológica Mexicana* (nueva serie) 44:1-26.
- Sperry, C. 1941. Food habits of the coyote. *Wildlife research. Bulletin* 4:1-70.
- Springer, J. T. y J. S. Smith. 1981. Summer food habits of coyotes in Central Wyoming. *Great Basin Naturalist* 41:449-456.
- Todd, A. W. 1985. Demographic and dietary comparisons of forest and farmland coyote, *Canis latrans*, populations in Alberta. *Canadian Field Naturalist* 99:163-171.
- Vela, C. E. L. 1985. Determinación de la composición de la dieta del coyote, *Canis latrans* en Say, por medio del análisis de heces en tres localidades del estado de Chihuahua. Tesis, Universidad Autónoma de Nuevo León. Monterrey. 131 p.
- Viggers, C. M. G. 1990. Artrópodos epigeos de la unidad fisiográfica y de vegetación magueyal, en la Reserva de la Biosfera de Mapimí, Durango. Tesis, Esc. Superior de Biología, Universidad Juárez del Estado de Durango. Gómez Palacio, Durango. 105 p.
- Young, J. K., W. F. Andelt, P. A. Terletzky y J. A. Shivik. 2006. A comparison of coyote ecology after 25 years: 1978 versus 2003. *Canadian Journal of Zoology* 84:573-582.



Genetic diversity and conservation of *Mammillaria huitzilopochtli* and *M. supertexta*, two threatened species endemic of the semiarid region of central Mexico

Diversidad genética y conservación de *Mammillaria huitzilopochtli* y *M. supertexta*, dos especies amenazadas endémicas de la región semiárida del centro de México

Sofía Solórzano[✉], Patricia Diana Cuevas-Alducin, Verónica García-Gómez and Patricia Dávila

Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Unidad de Biología, Tecnología y Prototipos. Universidad Nacional Autónoma de México. Av. de los Barrios 1, Los Reyes Iztacala, 54090 Tlalnepantla, Estado de México, Mexico

✉ solorzanols@campus.iztacala.unam.mx

Abstract. Nearly 168 species of *Mammillaria* are endangered at the global level; most of these cactus species exhibit a narrow distribution range and/or small population size. Recently, the first population genetics studies showed low to moderate levels of heterozygosity in this genus. This study examines *Mammillaria huitzilopochtli* and *M. supertexta*, 2 threatened species endemic to the central semiarid region of Mexico, to propose conservation actions, as well as to identify the underlying processes that determine the levels of population genetic diversity in these species. A total of 106 and 148 individuals from 5 populations were sampled for *M. huitzilopochtli* and *M. supertexta*, respectively. Each individual was genotyped at 8 microsatellite loci. The levels of heterozygosity were high in the 2 species, but differences in allelic richness were detected. Genetic differentiation between populations was significant in both species, with evidence for isolation by distance in *M. supertexta* but not in *M. huitzilopochtli*. We postulated that genetic drift; geographic isolation and inbreeding are the most important processes shaping the populations' genetic variability and differentiation. We identified 3 and 4 genetic groups for *M. huitzilopochtli* and *M. supertexta*, respectively. In the Tehuacán-Cuicatlán valley these groups may be used as references to guide plant conservation efforts under ecosystem-based approach.

Key words: endemic species, genetic groups, *Mammillaria*, Tehuacán-Cuicatlán valley.

Resumen. Cerca de 168 especies de *Mammillaria* están amenazadas a nivel global, la mayoría de estas especies muestran una distribución restringida y/o poblaciones pequeñas. Recientemente, los primeros estudios de genética poblacional mostraron niveles de heterocigosidad bajos a moderados en este género. Este trabajo estudia a *Mammillaria huitzilopochtli* y *M. supertexta*, dos cactus amenazados que son endémicos a la región semiárida central de México para proponer acciones de conservación así como para identificar los procesos subyacentes que determinan sus niveles de diversidad genética poblacional. Un total de 106 y de 148 individuos de 5 poblaciones se muestrearon para *M. huitzilopochtli* y *M. supertexta*, respectivamente. Para cada individuo se determinó su genotipo con 8 loci de microsatélites. Los niveles de heterocigosidad fueron altos en las dos especies, pero fueron detectadas diferencias en su riqueza alélica. La diferenciación genética entre poblaciones fue significativa en las dos especies, con evidencia de aislamiento por distancia en *M. supertexta* pero no en *M. huitzilopochtli*. Proponemos que la deriva génica, el aislamiento geográfico y la endogamia son los procesos más importantes que moldean la variabilidad genética de las poblaciones y la diferenciación en estas especies. Identificamos 3 y 4 grupos genéticos para *M. huitzilopochtli* y *M. supertexta*, respectivamente. En el valle de Tehuacán-Cuicatlán estos grupos podrían ser usados como una referencia para guiar los esfuerzos de conservación de las plantas bajo una perspectiva de conservación del ecosistema.

Palabras clave: especies endémicas, grupos genéticos, *Mammillaria*, valle de Tehuacán-Cuicatlán.

Introduction

Population genetic studies may be useful for identifying potential conservation actions for short-globose cacti

(Ibarra-Suárez, 2009; Solórzano et al., 2009; Tapia-Salcido, 2011; Terry et al., 2012). However, in Cactaceae, most population genetic studies based on allozymes markers have been conducted in conspicuous columnar cacti (e.g., Nassar et al., 2001; Hamrick et al., 2002 and studies cited therein; Moraes et al., 2005; Parra et al., 2008). The

Recibido: 06 junio 2013; aceptado: 16 enero 2014



genetic results obtained for these cacti cannot be used as references for inconspicuous short-globose cacti (cacti ~ 7 to 15 cm in length) because there are notable differences in life-history traits and demographic parameters between the 2 groups. The genera that are most representative of short-globose cacti are *Ariocarpus*, *Astrophytum* and *Mammillaria* (Arias et al., 1997). Recently, molecular technologies based on microsatellites were developed for species of these genera (Terry et al., 2006; Hughes et al., 2008; Solórzano et al., 2009). However, these cacti continue to be underrepresented in population genetics studies; this is despite the fact that a number of them are of national or international conservation concern (e.g., Semarnat, 2010, IUCN, 2013, USDA-Plant Database, 2013) with trade regulated by international agreements (UNEP-CITES, 2013). Fragmentation and habitat loss, as well as illegal trade, are mentioned as the main threats to the long-term conservation of these cacti (Glass, 1998, IUCN, 2013). The effects of these threats on the genetic diversity and levels of differentiation in the short-globose cacti have not been studied. However, the results obtained in other plants can provide guidelines to predict possible effects on the genetic diversity of short-globose cacti populations.

In plants, the geographical distribution, population size, pollination system and seed dispersion are the main factors that determine the levels of genetic diversity within and among populations (e.g., Ellstrand, 1992; Ellstrand and Elam, 1993; Nassar et al., 2001). These processes and factors do not have to act in conjunction to have a significant impact on the genetic properties of populations. For example, pollination performed by generalist insects promotes high genetic differentiation (Kramer et al., 2011; Magalhaes et al., 2011), whereas plants that are pollinated by wind or vertebrates tend to be genetically homogenous (Ellstrand, 1992; Nassar et al., 2001), irrespective of the geographical distribution pattern of the populations. In contrast, small population size combined with a narrow distribution range has been associated with low levels of genetic diversity (cf. Purdy and Bayer, 1996; Dodd and Helenurm, 2002; Gibson et al., 2008) and with high intraspecific genetic differentiation promoted by genetic drift (Frankham et al., 2002).

This study focused on *Mammillaria*, which consists of approximately 171 species (Anderson, 2001; cf. 199 species, Hunt, 1999). All these species differ in their geographic distribution range, in the number and size of the populations thus, we chose *Mammillaria huiwilopochtli* D. R. Hunt and *M. supertexta* Mart. Ex Pfeiff as biological models for the genus, to contrast them in order to determine the relevant processes involved in their genetic variability. At global level, the former is listed as Least Concern

Species, whereas the latter is Endangered species (IUCN, 2013). The worldwide distribution of these short-globose cacti species is limited to a small portion of the semiarid region of the Tehuacán-Cuicatlán valley, in central Mexico. There are approximately 7 small populations of *M. huiwilopochtli* and only 5 of *M. supertexta* (Peters and Martorell, 2001). Additionally, these species have an insular distribution pattern, which has been a correlated to highly specialized pH and organic matter contents of the soils in which they grow (Solórzano et al., 2010). The total occupancy area covers nearly 1057 ha and 451 ha for *M. huiwilopochtli* and *M. supertexta*, respectively (Peters and Martorell, 2001). These 2 species have low population densities that vary from 0.045 to 0.60 individuals/m² for *M. huiwilopochtli* and from 0.015 to 0.63 individuals / m² for *M. supertexta* (Peters and Martorell, 2001). Fecundity data are unknown, which limits understanding of population size dynamics in these species, but a declining population size has been predicted for both by modeling simulations (Avenidaño-Calvo, 2007, Flores-Martínez et al., 2010). No data are available regarding the pollination biology and seed dispersion of the studied species. The flowers of *M. huiwilopochtli* are red-colored and measure 12 to 17 mm long while those of *M. supertexta* are dark-pink and measure 10 to 13 mm long (Arias et al., 1997); these observations suggest that some small insects could be the pollinators. Seed dispersion appears to occur by passive mechanisms such as gravity and precipitation (Peters and Martorell, 2001).

Based on the above information, particularly the restricted geographic distribution, low population densities and poor gamete dispersion; we hypothesized that *M. huiwilopochtli* and *M. supertexta* show depleted levels of genetic variation and high genetic differentiation among populations. We further propose that genetic drift and gene flow are the main processes that have shaped the extent of the genetic variability in these cacti species. Strong genetic differentiation among populations would enable us to determine which of them might represent genetic reservoirs for conservation efforts.

Materials and methods

The 10 sampled populations are located in the semiarid region of the Tehuacán-Cuicatlán valley, which is situated in southeast Puebla and northwestern Oaxaca states, Mexico (Fig. 1). This valley is geographically isolated from the northern arid region and is enclosed by the mountain chains of East Sierra Madre Oriental and West Sierra Madre. This valley is considered a world biodiversity pool because it contains approximately 3 000 vascular plant species, of which 14% are endemic (Dávila et al., 2002). In this

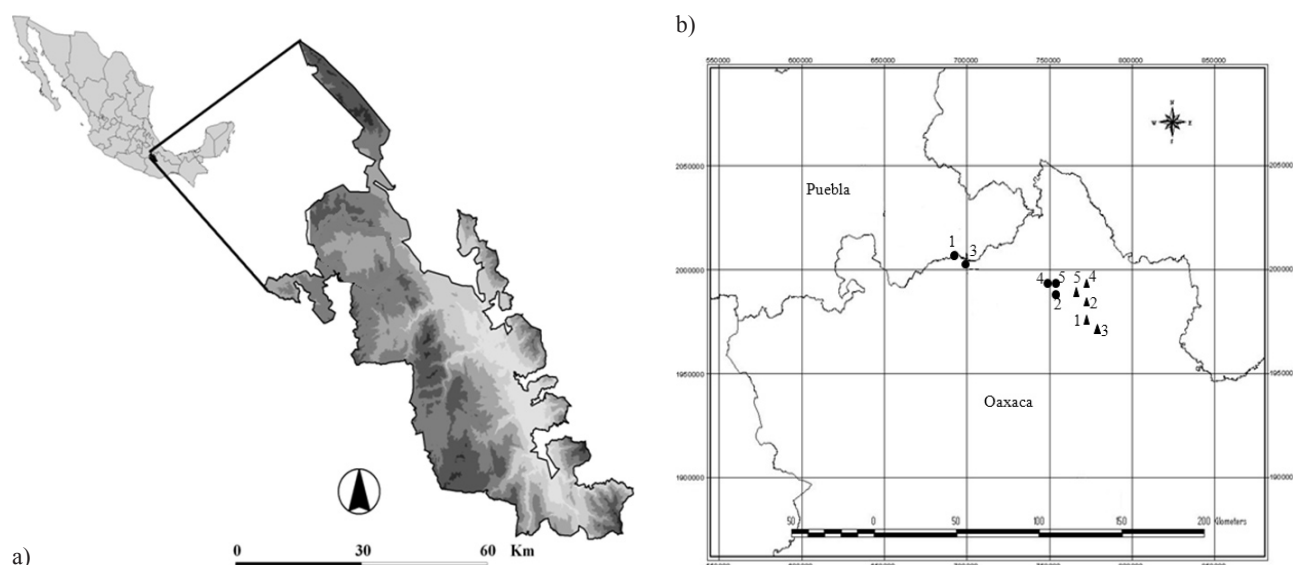


Figure 1. a), Location of the study areas within the Tehuacán-Cuicatlán valley; b), the inset shows the worldwide distribution range of *M. huitzilopochtli* (triangle symbol) (1= Cacahuatal, 2= Coyula, 3= Cuicatlán, 4= Ruinas, 5= Santiago) and *M. supertexta* (circle symbol) (1= Comulco, 2= La Escoba, 3= Lucia, 4= Puente, 5= Quiotepec).

valley, 81 cacti species have been recorded (Arias et al., 1997); 22 of them belong to the *Mammillaria* genus and 13 are endemic to this valley (Peters and Martorell, 2001). In addition, this valley shows high microenvironmental heterogeneity defined by a mosaic of vegetation types (Valiente-Banuet et al., 2000), temperatures, annual precipitation levels and edaphic substrates (INEGI 2011). **Fieldwork and tissue sampling.** Because the studied species exhibit an allopatric distribution, 5 different sites were sampled for each species (Fig. 1). For genetic analyses (Table 1) a small tissue sample of approximately 0.5 cm² was collected from 17 to 36 individuals in each of the 10 sampled sites (Fig. 1). In total, 106 and 148 samples from 5 populations were sampled for *M. huitzilopochtli* (Table 2) and *M. supertexta* (Table 3), respectively. Each sample was individually wrapped in a plastic bag and stored in liquid nitrogen at -70°C.

DNA extraction and microsatellite amplification. Total genomic DNA was isolated using a QIAGEN DNeasy Plant Mini Kit following the manufacturer's instructions (QIAGEN, Germantown, Maryland, USA). Isolated DNA was visualized on 0.8 % agarose gels stained with ethidium bromide using UV light. A total of 11 loci were screened including 8 polymorphic primers designed for *M. crucigera* (Solórzano et al., 2009), as well as the loci MamVTC6, MamVTC7 and MamVTC14, which proved to be monomorphic in *M. crucigera* this species. The program MicroChecker (Oosterhout et al., 2004) was used to search null alleles. Those loci with significant

differences between the observed and the expected values in the allele frequencies were discarded of all statistical analyses (Table 1).

Each of the primers was assayed in individual PCR reactions of 10 µL of final volume, each one prepared with 10-20 ng of total genomic DNA, 5 µM of forward and reverse primers, 0.4 µM of dNTP mix, 2.0 mM of MgCl₂, 4 mM Tris-HCl (pH 8.3), 4X BSA and 2 U Taq (Invitrogen). The PCR reactions were performed in the Mastercycler Gradient (Eppendorf) program initiated with a denaturing at 94 °C for 3 min, followed by 35 cycles with denaturing for 10 s at 94 °C, 10 s at the annealing temperatures listed in Table 1 and a 10 s extension at 72 °C, followed by a final extension at 72 °C for 5 min. The PCR products were visualized on 1.2 % agarose gels stained with ethidium bromide; a negative control and a 100 bp ladder size standard (Invitrogen) were included on each gel. To determine the allele sizes new PCR reactions were prepared following the same conditions above described but using the forward primers fluorescently labeled with the fluorochromes NED or FAM (Table 1) and the size standard used was ROX 500. These electrophoretic reactions were run on an ABI 3100 sequencer (Applied Biosystems Inc., Foster City, California, USA). All of the microsatellite electropherograms were analyzed with Peak Scanner V1.0 (Applied Biosystems Inc.) and visually checked to reduce overestimation of alleles.

Genetic diversity. For each species, the observed heterozygosity (*Ho*) and the expected heterozygosity (*He*)

Table 1. Names of the microsatellite loci amplified for *M. huitzilopochtli* and *M. supertexta*, with sequences for forward (F) and reverse (R) primers, including the added fluorochrome (FAM or NED). For each species, the size range of amplified fragments, annealing temperatures (T_a) and the total number of alleles per locus (N) is listed. The asterisk indicates monomorphic loci and a double asterisk indicates that the locus was discarded due to the presence of null alleles. The sequences and repeat motifs of loci MamVTC6, MamVTC7 and MamVTC14 are published here for the first time because these loci were monomorphic in the source species *M. crucigera*

Locus name	Primer sequences (5'-3')	<i>M. huitzilopochtli</i>			<i>M. supertexta</i>		
		Size range (bp)	T_a (°C)	N	Size range (bp)	T_a (°C)	N
MamVTC2	F-FAM TCTCACTGCCGTTTTCTCT R: ACGGTGATGGTGGGTGTTAT	170-188	58	12**	167-191	59	16
MamVTC5	F-NED TACAGACGCCATAGGCAAAG R: GGTGGAGATGAGGGACTGAA	137-257	60	15	173-176	60	3*
MamVTC6	F-FAM CTCCTCCTCACCATCTTCC R: CCGAACATGACCTAGATGTGC	127-259	60	25	241-243	60	2*
MamVTC7	F-NED TAGGAATTAGGTTAATCAGAATAGT R: AGGTGCCTTAATTCCCACAA	158-236	56	17	-	-	-
MamVTC8	F-FAM TCGATTATCTGCTGCTTCCA R: CCGAGAAAAGCCCTAAAACCT	140-201	60	11	170-187	60	14
MamVTC9	F-FAM TGGATACGTGGCTCTTCGAT R-CCAAATGCCAATCCTCCTAA	182-184	60	2 *	164-165	60	2*
MamVTC10	F-NED CATTCTAGACATCATATCGCTCT R: TGAGACTCCACTCTATTTCTCT	170-198	60	9**	150-177	56	17
MamVTC12	F-NEDTGGGGAATGGGCTATGATTA R: CGGCGTTTATTAGCCAATCT	215-255	58	15	223-238	58	20
MamVTC14	F-NED TTGATTGGGAAGTGCAGTG R: TCTCACTCTGACGCTTGGAA	168	58	1*	166	56	1*

Table 2. Mean values \pm SE of the descriptors of genetic variability estimated for each population of *M. huitzilopochtli*; the number of individuals analyzed for each population is given in parenthesis. H_o and H_e refer to the observed and expected heterozygosity levels, respectively. Significant inbreeding coefficient (F_{IS}) differences from zero are indicated with an asterisk ($p < 0.05$). The mean number of alleles estimated over loci (N_a), the minimum and maximum number of alleles (N) across loci by population and the total number of private alleles per population (A_p) are given

Descriptor/Population name	Cacahuatal (20)	Coyula (20)	Cuicatlán (30)	Ruinas (19)	Santiago (17)
$H_o \pm SE$	0.54 ± 0.31	0.61 ± 0.36	0.59 ± 0.21	0.59 ± 0.32	0.45 ± 0.33
$H_e \pm SE$	0.73 ± 0.19	0.85 ± 0.09	0.90 ± 0.03	0.81 ± 0.10	0.74 ± 0.13
F_{IS}	0.26*	0.28*	0.34*	0.27*	0.39*
$N_a \pm SE$	8.8 ± 4.7	11.8 ± 3.6	15.8 ± 3.7	8.8 ± 4.0	9.2 ± 3.1
N (Min-Max)	3-15	7-16	10-21	3-15	6-15
A_p	5	12	21	5	11

were estimated. In addition, the mean number of alleles (N_a) for the population was estimated for each species using the program Arlequin V.3 (Excoffier, 2006). The number of private alleles (A_p) in each population of each species was calculated using the DAF software (Lewis and Zaykin, 2001). Inbreeding coefficients were calculated for each species (F_{IT}) and for each population (F_{IS}) following Nei's (1987) equations. Deviations from Hardy-Weinberg equilibrium (HWE) were calculated following the procedure developed by Guo and Thompson (1992), which is based

on the Fisher's exact test with 1 million Markov chains programmed in Arlequin V.3 (Excoffier, 2006). This program was also used to test the linkage equilibrium (LE) between each pair of loci based on a likelihood-ratio test (Slatkin and Excoffier, 1996). We performed a Bonferroni correction test described in Sokal and Rohlf (2003) to test the significance of multiple comparisons for HWE and LE . The program BOTTLENECK 1.2.02 (Cornuet and Luikart, 1996) was used to infer a population bottleneck based on the significant differences between observed and

Table 3. Mean values \pm (SE) of genetic variability descriptors estimated for each population of *M. supertexta*, in parenthesis the number of individuals analyzed by population. *Ho* and *He* refer to the observed and expected heterozygosity levels, respectively. Significant inbreeding coefficient (F_{IS}) differences from zero are indicated with an asterisk ($p < .05$). The *Na* represents the mean number of alleles estimated over loci; the minimum and maximum number of alleles (*N*) across loci by population. *Ap* represents the total number of private alleles recorded by population

Descriptor/Population name	Comulco (27)	Escoba (36)	Lucia (36)	Quiotepec (27)	Puente (23)
<i>Ho</i> \pm SE	0.59 \pm 0.08	0.70 \pm 0.04	0.68 \pm 0.07	0.74 \pm 0.18	0.75 \pm 0.15
<i>He</i> \pm SE	0.75 \pm 0.12	0.77 \pm 0.06	0.79 \pm 0.05	0.78 \pm 0.02	0.73 \pm 0.03
F_{IS}	0.21*	0.09	0.10	0.14*	0.12*
<i>Na</i> \pm SE	8.25 \pm 2.3	7.2 \pm 1.6	9.5 \pm 2.2	8.75 \pm 2.8	7.5 \pm 2
<i>N</i> (Min-Max)	6-12	6-10	9-13	4-11	6-11
<i>Ap</i>	4	1	7	1	3

expected heterozygosity excess under 2 mutation models, IAM (infinite alleles model) and SMM (stepwise mutation model). Altogether 100 000 simulations were run in each population of the 2 species. If the $p < 0.05$ associated to the sign test the hypothesis of mutation-drift equilibrium is refused, consequently a population bottleneck might have occurred. **Genetic differentiation.** For each species, population genetic structure was described by calculating the mean genetic differentiation with the R_{ST} that is equivalent of Wright's F_{ST} . The values of F_{ST} are conventionally interpreted as little differentiation (0-0.05), moderate (0.05-0.25) and pronounced differentiation (> 0.25) (Freeland, 2008). Here, we calculated the R_{ST} associated to a p -value, both among all populations and in paired comparisons between populations. Rates of gene flow (Nm) were calculated assuming gene flow-genetic drift equilibrium model (Wright, 1951). To define the number of genetic groups in each species, we used the SAMOVA 1.0 program (Dupanloup et al., 2002), then the K (number of groups) and their values of Φ_{CT} (differentiation among groups) were based on simulated annealing processes of 100 in all runs. This program failed (errors encountered during the computations), in those cases when we supposed $K = 1$, and 5 groups in each species. The GDA software (Lewis and Zaykin, 2001) was used to estimate Nei's (1978) unbiased genetic identity between populations

Results

Population genetic diversity. In *M. huitzilopochtli*, mean *Ho* was of 0.55 and mean *He* was 0.80. The total number of alleles was of 107, and the *Na* was 11.8. The inbreeding coefficient calculated for whole populations was high and significantly different of zero ($F_{IT} = 0.58$, $p = 0.004$). Across populations, the observed heterozygosity levels were lower ($H_O = 0.45$ -0.61) than the expected levels (0.73-0.90). The 4 populations had pronounced and significant levels of inbreeding (F_{IS} , Table 2). Across populations,

heterogeneity in allelic richness was detected (N (min-max), Table 2); the largest number of *Ap* was recorded in Cuicatlán (Table 2). The 18 comparisons between observed and expected heterozygosities by locus across populations showed that only MamVTC8 was in *HWE* in Quiotepec, Cacahuatal and Coyula and only MamVTC12 was in *HWE* in Quiotepec and Coyula. The locus MamVTC7 was also in *HWE* in Coyula. However, of the 36 paired comparisons conducted to determine *LE*, only 4 were at equilibrium. The population bottleneck analyses show that IAM model detected that in Coyula and Cuicatlán the loci MamVTC2, MamVTC5 and MamVTC6 have an excess of heterozygosity ($p < 0.01$), whereas the model SMM did not find evidence of drastic reduction in the population size ($p > 0.09$).

In *M. supertexta*, also mean observed heterozygosity (0.69) was lower than the expected heterozygosity (0.76). The total number of alleles was of 75, and the *Na* was 9.3; the greatest number of *Ap* was concentrated in Lucia population (Table 3). However, the inbreeding coefficient calculated for the entire population was moderate but significant ($F_{IT} = 0.17$, $p = 0.001$). Across the 4 populations, the inbreeding coefficients varied from low to moderate, with 3 populations showing a significant value (Table 3). Across populations, only 4 loci were in *HWE* after Bonferroni correction: MamVTC2 and MamV5 in the Puente population, MamV5 in Comulco and MamVTC8 at La Escoba. *LE* was found in all comparisons, except between the MamVTC2 and MamVTC5 alleles at the La Escoba site.

The results of the population bottleneck indicate that only the model IAM shows that the locus, MamVTC2 has an excess of heterozygosity in Puente and Quiotepec population, whereas the MamVTC8 has heterozygosity excess ($p < 0.002$) in all populations except in Quiotepec ($p > 0.08$). The results obtained with the model SMM do not suggest population bottleneck for any of the loci non significant ($p > 0.1$).

Population genetic differentiation. The global test of differentiation showed that *M. huitzilopochtli* has a moderate and significant level of genetic structure ($R_{ST}=0.23$ $p=0.0002$). Most of the paired comparisons between populations based on R_{ST} showed a significant genetic differentiation ($p<0.05$). The values of this estimator varied from low (0.0043) to high (0.29). The highest genetic differentiation values were found between Cuicatlán and Ruinas (0.29), between Cuicatlán and Quiotepec (0.26) and between Cacahuatal and Ruinas (0.18). However, genetic differentiation was not correlated with geographic distances (Fig. 2), or levels of gene flow ($R^2=-0.36$, $p=0.15$). The genotype assignment test estimated that the highest probability of assignment was to the location where the individuals were collected. On the other hand, the phenetic tree based on the pairwise distances between populations of *M. huitzilopochtli* did not mirror geographic location (Fig. 3a).

In *M. huitzilopochtli*, when $K=3$, a lower and significant value of Φ_{CT} was obtained than for $K=2$, however, the latter was not significant ($p>0.05$). In the 3 calculations ($K=2$, $K=3$ and $K=4$) Cuicatlán population separated in a different group (Table 4).

In the case of *M. supertexta*, the global test of genetic differentiation showed little but significant genetic structure

($R_{ST}=0.15$ $p=0.001$). The total pairwise R_{ST} indicated that there was significant genetic differentiation between populations ($p<0.05$), except between the Quiotepec and Escoba sites ($R_{ST}=0.0006$, $p=0.13$). Gene flow levels, adjusted to an isolation by distance model (Fig. 2), were correlated with geographic distances between populations ($R^2=0.79$, $p=0.01$). The highest probability of assignment was to the location where individuals were collected, except for one individual collected in Quiotepec but with the highest probability of assignment to the Puente site.

The phenetic tree based on the pairwise distances between populations of *M. supertexta* separated Comulco from the other sites (Fig. 3b). In contrast, the simulation of $K=4$ shows significant p value, although its Φ_{CT} has a lower value than for $K=3$, (Table 4). In this species the Comulco populations separated in a different group in the calculations of $K=2$, $K=3$ and $K=4$.

Discussion

A discussion of our results compared with those of other short-globose cacti indicates that *M. huitzilopochtli* ($H_O=0.55$) has a relatively low heterozygosity value that is similar to the value documented for *M. napina* (0.58, Tapia-Salcido, 2011). However, the lowest heterozygosity

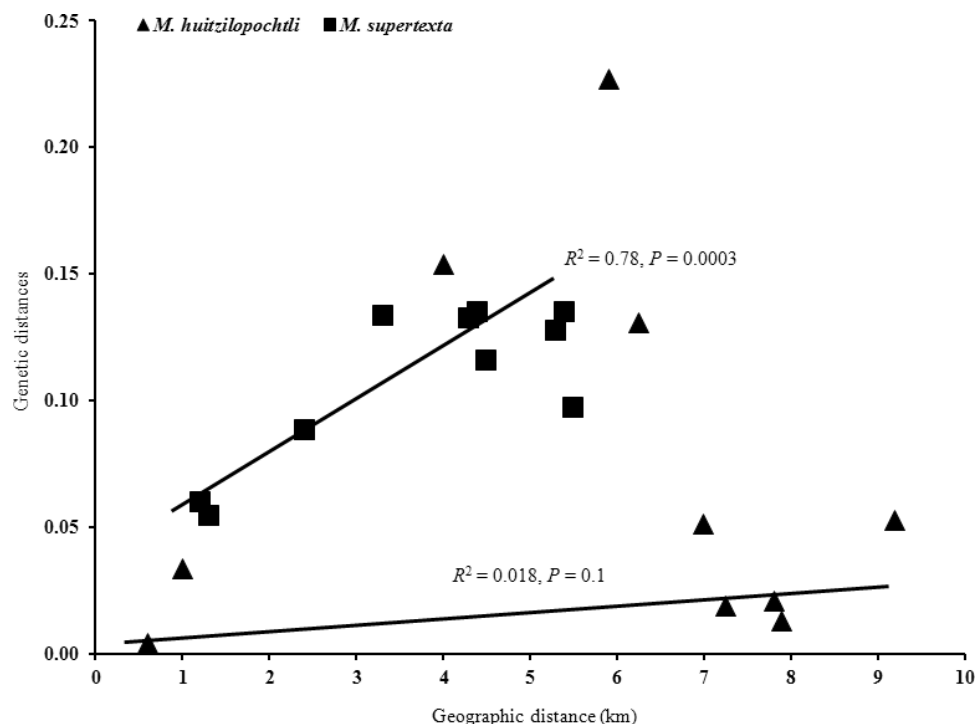


Figure 2. The relationship between geographic distance and pairwise genetic distance tested with a Mantel test. This relationship was not significant for *M. huitzilopochtli*, but was for *M. supertexta*.

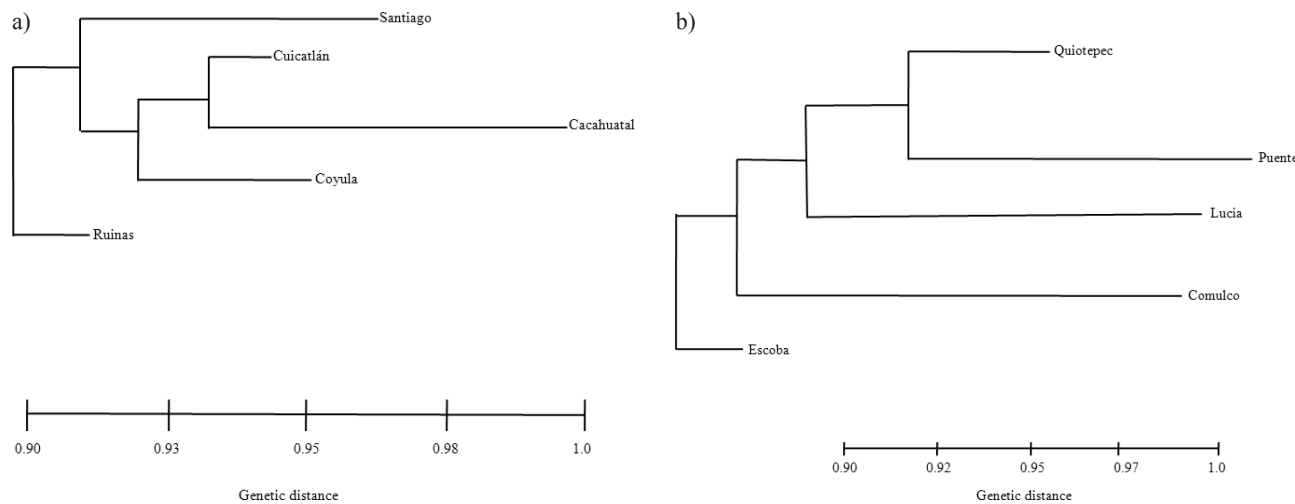


Figure 3. The phenetic tree based on pairwise distances between populations in a), *M. huitzilopochtli* and b), *M. supertexta*.

Table 4. Percentage of variation at hierarchal levels estimated in each *K* groups tested for the 2 studied species. The last column shows the value of Φ_{CT} , in parenthesis its *P* value associated. In *M. huitzilopochtli* the highest value of Φ_{CT} , was estimated when *K*= 2, however it was not statistical significant. A similar situation occurred in *M. supertexta*, when *K*= 3. The asterisk indicates significant *p* value

<i>Specie</i>	<i>K</i>	<i>Structure (population in each group)</i>	<i>Among populations within groups</i>	<i>Within populations</i>	<i>Among groups</i>	$\Phi_{CT}(p)$
<i>M. huitzilopochtli</i>	2	Group 1(Cacahuatal, Coyula, Ruinas, Santiago) Group 2 (Cuicatlán)	3.93	72.50	23.57	0.24 (0.20)
	3	Group 1 (Coyula, Ruinas, Santiago) Group 2 (Cuicatlán) Group 3 (Cacahuatal)	0.87	77.79	21.34	0.21 (0.00)*
	4	Group 1 (Ruinas, Santiago) Group 2 (Coyula) Group 3 (Cacahuatal) Group 4 (Cuicatlán)	0.08	80.36	19.56	0.19 (0.03)
<i>M. supertexta</i>	2	Group 1 (Comulco) Group 2 (Quiotepec, Puente, La Escoba, Lucia)	5.60	82.40	12.01	0.12 (0.20)
	3	Group 1 (Comulco) Group 2 (Lucia) Group 3 (Quiotepec, Puente, La Escoba)	0.68	85.78	13.54	0.14 (0.09)
	4	Group 1 (Puente) Group 2 (Comulco) Group 3 (Quiotepec, La Escoba) Group 4 (Lucia)	0.81	86.19	13.00	0.13 (0.03)*

has been documented for *M. crucigera* (0.37, Ibarra-Suárez, 2009). In contrast, *M. supertexta* (0.70) is among the species with the highest heterozygosity together with for *M. solisioides* (0.77; Macias-Arrastio, 2013) and *M. zephyranthoides* (0.80; López-Ortiz et al., 2013). In other short-globose cactus, *Astrophytum asterias* (Terry et al., 2012) were documented with similar values of

heterozygosity (0.48). We concluded that the use of microsatellites is a relevant factor to estimate genetic variability, since each of these 4 species show higher values of genetic variability than those usually obtained with allozymes for columnar cacti (Hamrick et al., 2002 and studies cited herein, cf. Parra et al., 2008). This high genetic variability may be an effect of the high levels

of polymorphism detected by microsatellites. Despite the relative high genetic variability detected in the studied populations, they show a high degree of inbreeding effects as evidenced by the large number of loci in *HW* disequilibrium. These 2 effects may be associated with negative effects of genetic drift and small population size in the 2 studied species. Although more genetic data are required to detect a possible pattern of genetic variation for the short-globose cacti species, we detected different effects to the geographic distance, gene flow patterns and population size as is discussed below.

We detected a lack of concordance between the levels of heterozygosity and allelic richness between the 2 cacti here studied is notorious. In *M. huitzilopochtli*, a relatively high allelic richness contrasts with the low heterozygosity level, whereas, high heterozygosity but relatively low allelic richness was found in *M. supertexta*. The non-concordance between high heterozygosity levels but low allelic richness has been explained by the occurrence of a brief but intense bottleneck, which will cause a rapid loss of allelic richness without notable depletions in heterozygosity levels. This is in contrast to a diffuse bottleneck, occurring over many generations, which may result in similar depletions in heterozygosity, but not a severe loss of allelic diversity (Allendorf and Luikart, 2008). Our results support the hypothesis of a population bottleneck occurred in the 2 species studied. Then, we suggest the intensive illegal harvesting, habitat fragmentation and historical land use transformation recorded in the Tehuacán-Cuicatlán valley as possible causes of such population bottlenecks. In particular, the habitats of the studied species may have been impacted because human management has been recorded in the area from as long as 7 000 year ago (MacNeish and Eubanks, 2000). Moreover, 1 population of *M. huitzilopochtli* (Ruinas) was collected in the remains of spectacular ruins attributed to the deity Huitzilopochtli of ancient Aztec mythology. Currently, land transformation continues and has already been identified as a relevant threat to the survival of the 2 species studied here (Martorell and Peters, 2008).

The genetic differentiation in both species was significant; however, the factors and processes affecting them are likely different. In the case of *M. huitzilopochtli* such differentiation was not correlated with gene flow levels or with geographic distance. In this species, we suggest that the strong effects of genetic drift have overwhelmed the effects of gene flow effect. It is recognized that within small populations genetic drift increases homozygosity levels (Lacy, 1987) and accelerates the loss of alleles, which drives alleles to fixation in a few generations, causing a reduction in allelic frequencies (Frankham et al., 2002). In contrast, the cactus *M. supertexta* did not show high levels

of homozygosity. However, for this species gene flow patterns were affected by geographic distance between populations, which indicates that is necessary to try to avoid the genetic isolation. For each species, the SAMOVA test indicated that the individuals of each population represent a source of genetic variability, which may be considered for conservation actions. For this, we recommend that long-term monitoring programs be established for the 2 studied species to avoid the continued decrease in population size across their distribution range. However, it is a fact that not all populations may be protected in the long-term, and then based on the genetic groups and the high allelic richness, particularly the private alleles content, we conclude that Cuicatlán, Cacahuatal represent 2 separated genetic groups, and another composed by Coyula-Ruinas-Santiago for *M. huitzilopochtli*. For *M. supertexta* 4 groups defined separately by Comulco, Puente, Lucia and another group composed by Escoba-Quioitepec populations. These groups represent a reference to conservation efforts in the ecosystems where these populations are found, taking into consideration, which in conservation biology is a priority to conserve the genetic diversity of endangered species (Frankham et al., 2002).

However, the conventional approach of conserving “single” species may be replaced by the ecosystem-based approach. This approach proposes that plants species must be conserved since they are key elements in the ecosystem, provide ecosystem services, and maintain complex biotic interactions in the natural communities. Under this approach all types of production have to be integrated, agriculture, livestock grazing, and all sustainable uses of the plants (Hamilton et al., 2012). In addition, the conservation of the plant species requires the prevention of land-degradation (Given, 1994, Hamilton et al., 2012), as well as it is necessary to control all those activities that cause reduction of the plant population size (e.g. illegal harvesting, invasive plant species) and the genetic isolation (e.g. habitat loss and fragmentation) (Hamilton et al., 2012). If we consider that the Tehuacán-Cuicatlán valley outstands by its biological richness (Dávila et al., 2002), besides its high multicultural diversity (MacNeish and Eubanks, 2000) an ecosystem-based approach based on the endangered plant species may bring extensive benefits for the entire community. In particular, in this valley not only the endemic cacti species may be used as a reference to implement conservation strategies, but other plant species according to its evolutionary, economic or taxonomic importance. One other example that can be used as a reference to guide the plant conservation efforts in the Tehuacán- Cuicatlán valley is the well-known endangered rare cycad, *Dioon caputoi*. For this species population genetic diversity has been evaluated

(Cabrera-Toledo et al., 2008; 2010), the pollen and seed dispersion was documented (Cabrera-Toledo et al., 2012), as well as its biogeographic and the evolutionary history (Cabrera-Toledo et al., 2010). These studies demonstrated that illegal harvesting has severe effects on the reproductive adults, which may need between 100 and 300 years to recover their abundance. In contrast, the effects are not so severe on the seeds. Moreover, high levels of heterozygosity are not concordant with the eroded situation of the demographic processes (Cabrera-Toledo et al., 2008). However, a high heterozygosity may indicate that a population bottleneck occurred in the past (Allendorf and Luikart, 2008). Presently, the illegal harvesting of seedling and juveniles is not controlled, and it has been recommended that to maintain the natural populations of this cycad it is necessary the reintroduction of artificially propagated plants (Cabrera-Toledo et al., 2008).

Finally the species, *M. huitzilopochtli* (Least Concern category) and *M. supertexta* (Endangered) were recently added to the Red List of IUCN (IUCN, 2013), according to its narrow distribution range and the small population size. In contrast, our genetic results apparently are not concordant to such concern status. This is because the genetic population properties apparently are not immediately affected when a stochastic events cause a population size decrease. In contrast, this event has immediately effects on the demographic processes of recruitment, as well as modifies the effective population size (Lande, 1988, Lande et al., 2003). As a consequence, the relatively high levels of genetic diversity found in *M. huitzilopochtli* and *M. supertexta*, as was discussed at the beginning of this section, should be taken with caution, given that the geographic isolation and the low population size already recorded may cause a loss of genetic variability.

Acknowledgments

This study was supported by PAPIIT-DGAPA, UNAM (IN217208). The Macroproyecto Manejo de Ecosistemas y Desarrollo Humano provided us with logistical support (UNAM-SDEI-PTID-02) for our fieldwork. Project Seed Bank (FESI, UNAM-Kew Royal Botanical Garden) provided sampling permissions. We thank to the local authorities of Santiago Quiotepec, Santa María Ixcatlán and San Juan Bautista Cuicatlán. L. Marquez (IB, UNAM) assisted with the electrophoresis of the samples. The comments of two anonymous reviewers improved the quality of this study. P. Gaytán and E. López (IBT, UNAM) synthesized the non-fluorescent primers. U. Guzmán, F. Rivera, and C. Vega supported the fieldwork sampling.

Literature cited

- Allendorf, F. W. and G. Luikart. 2008. Conservation and the genetics of populations. Blackwell Publishing. Oxford. 642 p.
- Anderson, E.F. 2001. The cactus family. Timber Press Inc. Portland. 778 p.
- Arias, S., S. Gama and U. Guzmán-Cruz. 1997. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Cactaceae. Fascículo 14. Instituto de Biología. UNAM. México D. F. 240 p.
- Avendaño-Calvo, T.J. 2007. Dinámica poblacional de *Mammillaria supertexta* Mart. Ex Pfeiff. en el Valle de Cuicatlán Oaxaca, México. M.Sc. Dissertation. Instituto Politécnico Nacional, CIDIR, Oaxaca, Mexico. 77 p.
- Cabrera-Toledo, D., J. González-Astorga and J. C. Flores-Vázquez. 2012. Fine-scale spatial genetic structure in two Mexican cycads species *Dioon caputoi* and *Dioon merolae* (Zamiaceae, Cycadales): implications for conservation. Biochemical Systematics and Ecology 40:43-48.
- Cabrera-Toledo, D., J. González-Astorga, F. Nicolalde-Morejón, F. Vergara-Silva and A. P. Vovides. 2010. Allozyme diversity levels in two congeneric *Dioon* spp. (Zamiaceae, Cycadales) with contrasting rarities. Plant Systematics and Evolution. DOI 10.1007/s00606-010-0354-6.
- Cabrera-Toledo, D., J. González-Astorga and A. P. Vovides. 2008. Heterozygote excess in ancient populations of the critically endangered *Dioon caputoi* (Zamiaceae, Cycadales) from central Mexico. Botanical Journal of the Linnean Society 158:436-447.
- Cornuet, J. M. and G. Luikart. 1996. Description and power analysis of two test for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. Genetics 144:2001-2014.
- Dávila, P., M. C. Arizmendi, A. Valiente-Banuet, J. L. Villaseñor, A. Casas and R. Lira. 2002. Biological biodiversity in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. Biodiversity and Conservation 11:421-442.
- Dodd, S. C. and K. Helenurm. 2002. Genetic diversity in *Delphinium variegatum* Ranunculaceae, a comparison of two insular endemic subspecies and their widespread mainland relative. American Journal of Botany 89:613-622.
- Dupanloup, I., S. Scheneider and L. Excoffier. 2002. A simulated annealing approach to define the genetic structure of populations. Molecular Ecology 11:2571-2581.
- Ellstrand, N. C. and D. R. Elam. 1993. Population genetic consequences of small population size, implications for plant conservation. Annual Review of Ecology and Systematic 24:217-242.
- Ellstrand, N. C. 1992. Gene flow by pollen, implications for plant conservation genetics. Oikos 63:77-86.
- Excoffier, L. 2006. Arlequin V3.1. Computational and molecular population genetics. <http://cmpg.unibe.ch/software/arlequin3>; last access: 10.II.2010.
- Flores-Martínez, A., G. I. M. Manzanero, G. Golubov, C. Montaña and M. C. Mandujano. 2010. Demography of an endangered endemic rupicolous cactus. Plant Ecology 210:53-66.
- Frankham, R., J. D. Ballou and D. A. Briscoe. 2002. Introduction

- to conservation genetics. Cambridge University Press, Cambridge. 617 p.
- Freeland, J. R. 2008. Molecular Ecology. John Wiley and Sons, Ltd. Sussex, England. 388 p.
- Gibson, P., S. A. Rice and C. M. Stucke. 2008. Comparison of population genetic diversity between a rare, narrowly distributed species and a common, widespread species of *Alnus*. Betulaceae. American Journal of Botany 95:588-597.
- Given, D. R. 1994. Principles and practice of plant conservation. Timber Press, Inc. Portland. 292 p.
- Glass, C. E. 1998. Identification guide for threatened cacti of Mexico. Vol. 1, CANTE-Conabio, México D. F.
- Guo, S. and E. Thompson. 1992. Performing the exact test of Hardy-Weinberg proportion for multiple alleles. Biometrics 48:361-372.
- Hamilton, A., P. Shengji, H. Huai and S. Anderson. 2012. Why and how to make plant conservation ecosystem-based. Sustainable Agriculture Research 1:48-54
- Hamrick, J. L., J. D. Nason, T. H. Fleming and J. M. Nassar. 2002. Genetic diversity in columnar cacti. In Columnar cacti and their mutualists. Evolution, ecology and conservation, T. H. Fleming and A. Valiente-Banuet (ed.). The University of Arizona Press, Arizona. p. 122-133.
- Hughes, S. L., V. M. Rodríguez, B. D. Hardesty, R. T. Bárcenas Luna, H. M. Hernández, S. M. Robson and J. A. Hawkins. 2008. Characterization of microsatellite loci for the critically endangered cactus *Ariocarpus bravoanus*. Molecular Ecology Resources 8:1068-1070.
- Hunt, D. R. 1999. Cites Cactaceae checklist. Second Edition. Kew Royal Botanic Gardens, UK. 315 p.
- Ibarra-Suárez, A. 2009. Estudio de la diversidad genética de cactáceas endémicas del género *Mammillaria* del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla-Oaxaca. Thesis (Biology), Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM. Tlalnepantla de Baz. 37 p.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). 2011. Recursos Naturales, suelo, clima, temperatura. <http://www.inegi.org.mx/geo/contenidos/reclnat/>; last access: 24.VIII.2011.
- IUCN (International Union for Conservation of Nature). 2013. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.1. <www.iucnredlist.org>; last access: 06.VII.2013.
- Kramer, A. T., F. Jeremie and A. V. Mary. 2011. Influences of landscape and pollinators on population structure, examples from three *Penstemon* Plantaginaceae species in the Great Basin. American Journal of Botany 98:109-121.
- Lacy, R. C. 1987. Loss of genetic diversity from managed populations, interacting effects, drift, mutation, immigration, selection and population subdivision. Conservation Biology 1:143-158.
- Lande, R. 1988. Genetics and demography in biological conservation. Science 241:1455-1459.
- Lande, R., S. Engen and B.E. Saether. 2003. Stochastic population dynamics in ecology and conservation. Oxford University Press, New York. 212 p.
- Lewis, P. O. and D. Zaykin. 2001. Genetic data analysis, computer program for the analysis of allelic data, V1.0 d16c. Free program distributed by the authors over the internet from <http://lewis.eeb.uconn.edu/lewishome/software.html>; last access: 23.VII.2012.
- López-Ortiz, N., P. Salas-González, P. Dávila and S. Solórzano. 2013. Diversidad y estructura genética poblacional de *Mammillaria zephyranthoides* Scheidwer, 1841 (Cactaceae) una especie endémica de México. XIX Congreso Mexicano de Botánica. Tuxtla Gutiérrez, October 20-25, 2013. Chiapas, Mexico.
- Macías-Arrastio, F. F., P. Dávila and S. Solórzano. 2013. Diversidad y estructura genética de *Mammillaria solisoides* Backeb., especie endémica de la Mixteca de Oaxaca y Puebla. XIX Congreso Mexicano de Botánica. October 20-25, 2013. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, Mexico.
- Magalhaes, I. and G. Gleiser, A. M. Labouche and G. Bernasconi. 2011. Comparative population genetic structure in a plant-pollinator/seed predator system. Molecular Ecology 20:4618-4630.
- Martorell, C. and E. M. Peters. 2008. Disturbance-response analysis: a method for rapid assessment of the threat to species in disturbed areas. Conservation Biology 23:377-387.
- MacNeish, R. S. and M. W. Eubanks. 2000. Comparative analysis of the Rio Balsas and Tehuacán models for the origin of maize. Latin American Antiques 11:3-20.
- Moraes, E. M., A. G. Abreu, S. C. S. Andrade, F. M. Sene and V. N. Solferini. 2005. Population genetic structure of two columnar cactus with a patchy distribution in Eastern Brazil. Genetica 125:311-323.
- Nassar, J. M., J. L. Hamrick and T. H. Fleming. 2001. Genetic variation and population structure of the mixed-mating cactus, *Melocactus curvispinus*. Cactaceae. Heredity 87:69-79.
- Nei, M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. Genetics 89:583-590.
- Nei, M. 1987. Molecular evolutionary genetics. Columbia University Press. New York. 512 p.
- Oosterhout, C. V., W. F. Hutchinson, D. P. M. Wills and P. Shipley. 2004. MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. Molecular Ecology Notes 4:535-558.
- Parra, F., N. Pérez-Nasser, D. Pérez.Salicip, R. Lira and A. Casas. 2008. Population genetics and process of domestication of *Stenocereus pruinosus* in the Tehuacán Valley, Mexico. Journal of Arid Environments 72:1997-2010.
- Peakall, R. and P. E. Smouse. 2001. Genalex 5, Genetic Analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. The Australian National University, Canberra, Australia. <http://www.anu.edu.au/BoZo/GenAlEx/>; last access: 26.II.2013.
- Peters, E. and C. Martorell. 2001. Conocimiento y conservación de las mamilarias endémicas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Final report project R166 Conabio. México, D. F., Mexico.
- Purdy, B. G. and R. J. Bayer. 1996. Genetic variation in the

- endemic *Achillea millifolium* subsp. *megacephala*. Asteraceae from the Athabasca sand dunes and the widespread *Achillea millifolium* subsp. *lanulosa* in North America. Canadian Journal of Botany 74:1138-1146.
- Semarnat, 2010. DOF [Diario Oficial de la Federación]. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental-especies nativas de México de flora y fauna silvestres-categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-lista de especies en riesgo. December, 12, 2010, México, D. F., Mexico.
- Slatkin, M. and L. Excoffier. 1996. Testing for linkage disequilibrium in genotypic data using the EM algorithm. Heredity 76:377-383.
- Sokal, R. and J. Rohlf. 2003. Biometry. Third edition. Freeman, New York. 937 p.
- Solórzano, S., A. Cortés-Palomec, A. Ibarra, P. Dávila and K. Oyama. 2009. Isolation, characterization and cross-amplification off polymorphic microsatellite loci in the threatened endemic *Mammillaria crucigera* Cactaceae. Molecular Ecology Resources 9:156-158.
- Solórzano, S., F. López-Galindo and P. Dávila. 2010. Factores edáficos asociados a la distribución restringida de especies endémicas de *Mammillaria* Cactaceae. Latin-American Conference. La Serena, Chile. October 2010.
- Tamura, K., D. Peterson, N. Peterson, G. Stecher, M. Nei and S. Kumar. 2011. MEGA5, molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance and maximum parsimony methods. Molecular Biology and Evolution 28:2731-2739.
- Tapia-Salcido, H. J. 2011. Análisis de la diversidad y la estructura genética poblacional de dos especies del género *Mammillaria*, endémicas del valle de Tehuacán-Cuicatlán. Master Thesis. Posgrado de Ciencias Biológicas, UNAM. Tlalnepantla de Baz. 43 p.
- Terry, M. K., A. E. Pepper and J. R. Manhart. 2006. Development and characterization of microsatellite loci in endangered *Astrophytum asterias* (Cactaceae). Molecular Ecology Research 6:865-866.
- Terry, M. K., A. E. Pepper, A. W. Strong, D. M. Tarin, D. M. Price and J. R. Manhart. 2012. Genetic structure of a population of the endangered star cactus *Astrophytum asterias* in southern Texas. Southwestern Naturalist 57:182-188.
- UNEP-CITES. 2013. CITES-Listed Species. On the World: <http://www.unep-wcmc-apps.org/isdb/CITES/Taxonomy/tax-family-result.cfm/isdb/CITES/Taxonomy/tax-family-result.cfm?country=&family=278&startrow=251&source=plants>. Last access: 20.II.2013.
- USDA-Plant Database. <http://plants.usda.gov/java/threat>. Last access: 12.III.2013.
- Valiente-Banuet, A., A. Casas, A. Alcántara, P. Dávila, N. Flores-Hernández, J. L. Villaseñor, J. Ortega-Ramírez and J. A. Soriano. 2000. La vegetación del valle de Tehuacán-Cuicatlán. Boletín de la Sociedad Botánica de México 67:25-75.
- Wright, S. 1951. The genetic structure of populations. Annals Eugenetics 15:323-354.



Conservation status of rodents of the families Geomyidae and Heteromyidae of Mexico

Estado de conservación de los roedores de las familias Geomyidae y Heteromyidae de México

Jesús A. Fernández^{1✉}, Mark S. Hafner², David J. Hafner³ and Fernando A. Cervantes⁴

¹Departamento de Recursos Naturales, Facultad de Zootecnia y Ecología, Universidad Autónoma de Chihuahua. Periférico Francisco R. Almada, Km. 1, 31453 Chihuahua, Chihuahua, Mexico.

²Department of Biological Sciences and Museum of Natural Science, Louisiana State University. 119 Foster Hall, Baton Rouge, Louisiana 70803, USA.

³Museum of Southwestern Biology, University of New Mexico. Ceria Building, MSC 3 2020, Albuquerque, New Mexico 87131, USA.

⁴Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-153, 04510 México, D. F., Mexico.

✉ afernandezf@uach.mx

Abstract. Mexico is considered a mammal diversity hotspot, and most conservation efforts involving mammals focus on large and charismatic species. Herein, we provide an assessment of the conservation status of species that are often overlooked in conservation programs, Mexican rodents of the families Geomyidae (pocket gophers) and Heteromyidae (pocket mice and kangaroo rats). Based on distributional maps and recent systematic studies, a taxonomic and biogeographical distributional checklist was made. The conservation lists of the International Union for Conservation of Nature and the Mexican Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales were used to identify 8 geomyid species, and 8 species and 27 subspecies of heteromyids as endangered. Major threats to their conservation are change in land use, destruction of habitat and a lack of knowledge about their current distribution and population trends.

Key words: biogeographic distribution, habitat destruction, kangaroo rat, mammal, pocket gopher, pocket mouse, threatened species.

Resumen. México es una región del mundo con un elevado nivel de diversidad de mamíferos y la mayoría de los esfuerzos de conservación se concentran en las especies grandes, más carismáticas. Aquí, proveemos una evaluación del estado de conservación de especies que generalmente no son consideradas, los roedores mexicanos de las familias Geomyidae and Heteromyidae. Basados en mapas de distribución y estudios sistemáticos recientes, se preparó una lista taxonómica y de distribución biogeográfica de los roedores geómidos y heterómidos de México. Las listas de conservación de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza y la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales de México se utilizaron para identificar 8 taxa de geómidos, 8 especies y 27 subespecies de heterómidos en peligro de extinción. Las principales amenazas para su conservación son: cambio en el uso de suelo, la destrucción del habitat y la falta de conocimiento acerca de su distribución actual y sus tendencias poblacionales.

Palabras clave: distribución biogeográfica, destrucción de habitat, rata canguro, mamífero, tuza, ratón de abazones, especies amenazadas.

Introduction

Rodentia is the most species-rich order in the class Mammalia. Carleton and Musser (2005) listed 2 277 species of rodents, representing more than 42% of the mammal species of the world. Each year the list of rodent species grows as new species are described and taxonomic revisions supported by new evidence, much of it molecular,

are published. Based on the list reported by Ramírez-Pulido et al. (2008), 240 (48. 5%) of the 495 species of Mexican terrestrial mammals are rodents, and 169 (34.1%) are endemics. Despite the high diversity of rodents in México, there is a surprising deficit in the number of experts on Mexican rodents, especially those focused on neotropical and tropical rodent faunas (Amori and Gippoliti, 2003), as well as experts focused on Nearctic desert rodents and rodents such as pocket gophers (Geomyidae).

Rodents are an essential part of most natural communities because they often constitute the most

Recibido: 02 abril 2013; aceptado: 10 enero 2014

important food item of carnivores in food chains. Many rodent species in México are directly important to humans as well because they serve as a food source, potential vector of diseases, or cause economic impact by direct or indirect damage to crops and croplands. Yet despite the ecological and economic importance of rodents in México, basic aspects of rodent biology are still poorly understood, including their life histories, ecological roles in the community, present demographic status of populations, and phylogenetic relationships. This lack of basic knowledge of rodent biology leaves rodent faunas vulnerable to extirpation, even extinction (Lidicker, 2007). Because of the usual negative perception by most people about rodents, it has been difficult to convince the public of the importance of rodent conservation. As a result, more than half of mammalian extinctions worldwide before 1999 were rodents (MacPhee and Flemming, 1999). In the last 20 years, only 2 initiatives (both efforts of the World Conservation Union, IUCN) have called attention to rodent species at risk of extinction in an effort to establish conservation programs worldwide (Lidicker, 1989) and in North America (north of México; Hafner et al., 1998).

Although México is among the top 3 countries in the world in terms of mammalian species diversity (Myers et al., 2000; Ceballos et al., 2002), Mexican rodents were not included in the 2 published surveys of rodent species of conservation concern (Lidicker, 1989; Hafner et al., 1998): no information was available for the first (worldwide) survey, and México was not included within the geographic scope of the latter survey. The current IUCN Red List of Threatened Species (IUCN, 2012), evaluated only at the species level, includes 81 rodent species of México. Fully 60 of these species are in the family Cricetidae, with 4 other families represented: Heteromyidae (8 species), Geomyidae (5), Sciuridae (7), and Dasyproctidae (1). Of the 81 total species, 17 are restricted to islands; several of these currently are considered subspecies of more widely distributed species. By focusing at the species level, the list is biased by uneven taxonomic application. When the IUCN evaluates Mexican rodents at the subspecies level, as done by Hafner et al. (1998) for North America (north of México), many restricted island forms will most likely be added to this growing list of endangered taxa. For example, 23 additional island-restricted heteromyid subspecies currently are included in the list of species at risk by the Mexican Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (Semarnat, 2010). Clearly, the rodents of México need more attention from conservation-oriented scientists.

The natural history of certain rodent species makes them more prone to extinction than others (Rabinowitz, 1981). Species susceptible to extinction are characterized

by small, often fragmented, populations located in small geographic areas. The patchy distributions of these species often result from their high habitat specificity. Close proximity of preferred habitat to urban developments or to areas of soil suitable for agricultural conversion increases the likelihood of extinction.

Pocket gophers of the rodent family Geomyidae and pocket mice and kangaroo rats of the family Heteromyidae exhibit natural history characteristics that make rodent species prone to extinction. Pocket gophers live in small, isolated populations often located near areas of urban development or in fertile valleys often converted to agricultural production (Hall, 1981; Hafner et al., 2004, 2005), while arid-adapted heteromyids occupy many small, arid islands near the western coast of México as well as regions that are being subjected to rapid agricultural conversion. Most species in these families are endemic to the southern part of North America, and their distribution is mainly in the United States and México, although some species range into Central America and northern South America (Fig. 1). There are currently 40 named species of pocket gophers (Geomyidae), of which 20 occur in México (Table 1). Thirteen of these 20 species (nearly one-third of all extant pocket gopher species) are endemic to México. The family Heteromyidae shows a similarly high level of endemism in México. The family contains 60 named species, of which 39 (65.0%) occur in México and 12 (one-fifth of all living heteromyids) are endemic to México (Table 2).

Family Geomyidae. Hafner and Hafner (2009) recognized central México as the probable center of diversification of the family Geomyidae. Most Mexican species inhabit tropical, subtropical, or forested temperate regions in the Trans-México Volcanic Belt (TMVB), and the Sierra Madre del Sur, although a few species live in the shrub-covered deserts of the Mexican Plateau. The most speciose genera are *Cratogeomys* and *Thomomys* with 7 and 5 species, respectively, followed by *Orthogeomys* (4 species), *Geomys* (3 species), and *Pappogeomys* and *Zygogeomys* with 1 species each. Pocket gophers are well equipped for their subterranean lifestyle, having cylindrical bodies, reduced eyes, and strong and well-developed forearms for digging. They possess external, fur-lined cheek pouches in which they transport food items, particularly roots. They prefer habitats with deep soils, which allow them to dig deep, spacious burrow systems (Stein, 2000). All geomyid species are solitary and aggressive, coming together only to mate.

Family Heteromyidae. Heteromyid rodents originated and evolved for 35 million years in North America, spreading into South America only during the last 3 million years (Schmidly et al., 1993). Although the family ranges from

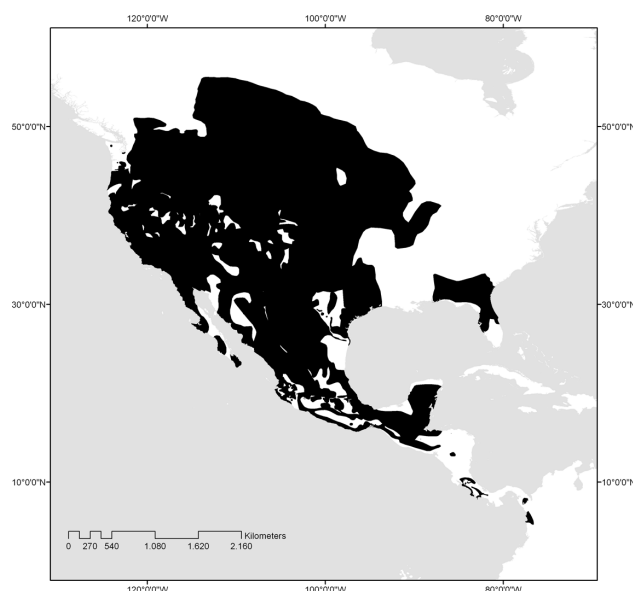


Figure 1. The distribution of the Family Geomyidae across the continent, based on distribution maps prepared by IUCN (IUCN, 2012).

southern Canada to northern Colombia and Venezuela (Hall, 1981; Fig. 1), the most speciose genera (kangaroo rats, *Dipodomys*, 20 species; coarse-haired pocket mice, *Chaetodipus*, 17 species; and silky pocket mice, *Perognathus*, 9 species) reach their greatest diversity in the regional deserts of North America, the core of which are in northern México. The 2 species of kangaroo mice are similarly restricted to arid regions (Great Basin of western United States), as is the most widespread species of spiny pocket mouse, *Liomys irroratus*. The other 4 species of *Liomys* extend from xeric thorn-scrub habitat into tropical interior basins and savannah. While the 7 species of forest spiny pocket mice (*Heteromys*) inhabit mesic situations in lowland rainforest, lower montane wet forest and cloud forest, and lower montane dry forests of southern México, Central America, and northern South America (Genoways, 1973; Hafner et al. 2007 found *Liomys* paraphyletic relative to *Heteromys*, and placed *Liomys* in synonymy with *Heteromys*. However, we herein continue to employ *Liomys* pending inclusive analysis of all species within the 2 genera).

Most heteromyids retain a conservative scansorial body form (pocket mice of the genera *Perognathus*, *Chaetodipus*, *Liomys*, and *Heteromys*), in marked contrast to the ricochetal forms of kangaroo rats and mice (*Dipodomys* and *Microdipodops*; Hafner, 1993). Body size ranges from the diminutive *Perognathus* (8 g) to the largest kangaroo rats (180 g; Brylski, 1993). All

species are nocturnal and solitary, have small ears, and possess external, fur-lined cheek pouches (unique to the Heteromyidae and Geomyidae) for transport of seeds, which for nearly all heteromyid species makes up the bulk of their diet (Jones, 1993; Reichman and Price, 1993).

As noted elsewhere (Hafner et al., 1998), conservation of species far more charismatic than rodents often depends first and foremost on preservation of the rodent community that sustains them. Numerous and widespread mammals, rodents often are highly adapted to narrowly defined habitats, such that the diversity of rodents reflects the diversity of available habitats, and the status of a specific rodent species often provides a measure of the health of a specific habitat. Therefore, to highlight the importance of this component of biodiversity, herein we list the taxa of geomyid and heteromyid rodents of México, indicate those that have been recognized as threatened or endangered, note possible modifications to this list, and summarize the nature of the threat to each taxon.

Materials and methods

A list of species of geomyid and heteromyid rodents occurring in México was developed based on a review of the literature and web-based databases, in-press papers, and personal communications with colleagues. Taxonomy follows Patton (2005a, 2005b), with modifications made according to subsequent publications (Fernández et al., 2012; Hafner et al., 2004, 2005, 2008, 2009, 2011; Mathis et al., 2013a, 2013b; Rios and Álvarez-Castañeda, 2010; Rogers and Gonzalez, 2010). Species distributions are based on maps and records from Hall (1981) and Patton (2005a, 2005b); endemism and conservation status for each species are based on Semarnat (2010) and IUCN (2012); biogeographic provinces are as defined by Morrone et al. (2002) and Morrone (2005).

Results

In Table 1, a current checklist of Mexican species of pocket gophers is provided, it includes their distributions within the biogeographic provinces defined by Morrone et al. (2002) and Morrone (2005). Twelve of the 20 species of Mexican geomyids occur in only a single biogeographic province, and 19 of 20 occur in only 1 or 2 biogeographic provinces. The single exception to this trend is *Thomomys bottae*, which is distributed predominantly north of México, where it likewise occurs in a wide variety of habitats. The highest diversity of geomyids is in central México (8 of 20 species occur in the TMVB biogeographic province; Table 1), and 7 of the 13 pocket gopher species endemic to México live in the TMVB biogeographic province.

Table 1. Distribution and conservation status of Mexican mammals of the family Geomyidae. Conservation status in México is based on Semarnat (2010) and on international basis according to the IUCN (2012). Biogeographic provinces are defined following Morrone et al. (2005). The taxonomic list is modified from Patton (2005a) to include 6 additional pocket gopher species endemic to México (*Cratogeomys planiceps* [Hafner et al., 2004], *C. fulvescens* and *C. perotensis* [Hafner et al., 2005], *Thomomys atrovarius* [Hafner et al., 2011], *T. sheldoni* [Mathis et al., 2013a], and *T. nayarensis* [Mathis et al., 2013b]) and excludes 6 endemic taxa now recognized as junior synonyms of other species (*C. gymnurus*, *C. neglectus*, *C. tylosinus*, and *C. zinseri* [Hafner et al., 2004], *Pappogeomys alcorni* [Hafner et al., 2009], and *Orthogeomys cuniculus* [Hafner et al., in press]). Biogeographic provinces are: Baja California (BAJA), California (CAL), Mexican Plateau (MP), Mexican Gulf (MGU), Mexican Pacific Coast (MPA), Sierra Madre Oriental (SMO), Sierra Madre Occidental (SMOcc), Sonora (SON), Tamaulipas (TAM), Trans-Mexico Volcanic Belt (TMVB), and Yucatán (YUC)

Species	Endemic	México listing	IUCN listing	Biogeographic province(s)
<i>Cratogeomys castanops</i> (Baird, 1852)	no	—	—	MP
<i>Cratogeomys fulvescens</i> Merriam, 1895	yes	—	—	TMVB
<i>Cratogeomys fumosus</i> (listed as <i>C. neglectus</i> ¹ [Merriam, 1902])	yes	threatened	—	SMO
<i>Cratogeomys fumosus fumosus</i> (listed as <i>C. fumosus</i> [Merriam, 1892])	yes	threatened	—	MP, TMVB
<i>Cratogeomys goldmani</i> Merriam, 1895	yes	—	—	MP
<i>Cratogeomys merriami</i> (Thomas, 1893)	yes	—	—	TMVB
<i>Cratogeomys perotensis</i> Merriam, 1895	yes	—	—	TMVB
<i>Cratogeomys planiceps</i> (Merriam, 1895)	yes	—	—	TMVB
<i>Geomys arenarius</i> Merriam, 1895	no	—	near-threatened	MP
<i>Geomys personatus maritimus</i> (listed as <i>G. personatus</i> True, 1889)	no	threatened	—	TAM
<i>Geomys tropicalis</i> Goldman, 1915	yes	threatened	critically endangered	TAM
<i>Orthogeomys grandis</i> (listed as <i>O. cuniculus</i> ² Elliot, 1905)	yes	threatened	data deficient	MPA
<i>Orthogeomys grandis</i> (Thomas, 1893)	no	—	—	MPA, SMS
<i>Orthogeomys hispidus</i> (Le Conte, 1852)	no	—	—	MGU, YUC
<i>Orthogeomys lanius</i> (Elliot, 1905)	yes	threatened	critically endangered	MGU
<i>Pappogeomys bulleri alcorni</i> Russell, 1957	yes	protected	critically endangered	TMVB
<i>Thomomys atrovarius</i> J. A. Allen, 1898	yes	—	—	MPA
<i>Thomomys bottae</i> (Eyedoux and Gervais, 1836)	no	—	—	BAJA, CAL, MP, SMOcc, SON
<i>Thomomys nayarensis</i> (Mathis et al. in press)	yes	—	—	SMOcc
<i>Thomomys sheldoni</i> Bailey, 1915	yes	—	—	SMOcc
<i>Thomomys umbrinus</i> (Richardson, 1829)	no	—	—	MP, TMVB
<i>Zygogeomys trichopus</i> Merriam, 1895	yes	protected	endangered	TMVB

¹ *Cratogeomys neglectus* is now a junior synonym of *C. fumosus tylosinus* (Hafner et al., 2004).

² *Orthogeomys cuniculus* is now a junior synonym of *O. grandis* (Hafner et al., in press).

The Mexican government lists 8 Mexican pocket gopher species as either threatened or protected (Semarnat, 2010), and 6 of these also are listed as either threatened or endangered on the IUCN red list (IUCN, 2012).

México is the geographic center of diversity for the family Heteromyidae (39 of 60 recognized species) and particularly of the genera *Chaetodipus* (all 17 species) and *Liomys* (4 of 5 species). The highest diversity of heteromyid rodents in México occurs in the northern deserts (BC, SON, and MPI provinces; Table 2). Of the 39 species of Heteromyidae that occur in México (Table 2), 24 occur in a single biogeographic province, and 32 occur in only 1

or 2 provinces. Some exceptions must be highlighted like the widespread *D. merriami* (4 provinces), *L. pictus* (5 provinces), and *L. irroratus* (6 provinces).

Currently, 8 species and 27 subspecies of heteromyid rodents are considered to be of conservation concern by either the IUCN (2012) or Semarnat (2010; Table 2).

Discussion

Although both heteromyid and geomyid rodents are conspicuous and widespread components of the rodent fauna of México, many of the endemic species and subspecies



Figure 2. The distribution of the Family Heteromyidae across the continent, based on distribution maps prepared by IUCN (IUCN 2012).

occur only in small, isolated distributions, including both figurative islands of preferred habitat (Geomyidae) and literal islands near the Pacific coast and in the Gulf of California. As mentioned earlier, many species are endemic to México, and present their largest distribution within the country. A few species have only a small distribution within the Mexican Republic, but occupy extensive areas outside of the country. As evidenced by recent publications and ongoing studies, it is likely that further investigation into the phylogeography of particularly widespread species will reveal cryptic evolutionary lineages, and therefore possibly alter conservation priorities.

Family Geomyidae. Most people in México have little or no knowledge of pocket gophers, and those familiar with “tuzas” (local name in Spanish for pocket gophers) seem to view them as a single, widespread species distributed throughout México. Most human encounters with pocket gophers occur when pocket gophers consume family crops, so it is not surprising that support for pocket gopher conservation in México is not a priority. In their survey of threatened rodents of North America (north of México), Hafner et al. (1998) included United States populations of 3 species of pocket gophers that also occur in México: *Thomomys umbrinus*, *Geomys arenarius*, and *G. personatus*. The current IUCN Red List of Threatened Species (2012) includes *G. arenarius* and 4 additional species of Mexican geomyids, *G. tropicalis*, *Orthogeomys lanius*, *Pappogeomys alcorni*, and the monotypic genus

Zygogeomys.

More than 50% of the Mexican geomyids are confined to a single biogeographic province, and almost a 100% are distributed in only 1 or 2 biogeographic provinces. The high diversity of geomyids in central México (Table 1) appears to be the result of the complex topography of central México combined with the confluence of 3 major habitat types (boreal forest, high desert, and tropical forest) in this region where the Nearctic and Neotropical biogeographical provinces meet (Corona et al., 2007). The high ecological and physiographic diversity of the TMVB undoubtedly has created many opportunities for isolation and diversification of geomyid clades. Not surprisingly, 7 of the 13 pocket gopher species endemic to México live in the TMVB biogeographic province, where high levels of endemism have been observed in many different animal and plant groups (Ramamoorthy et al., 1993; Strattersfield et al., 1998; Luna et al., 2007).

The following accounts present the current status of each of the 8 pocket gopher species listed by the Mexican government.

Zygogeomys trichopus (the Michoacán pocket gopher), endemic monotypic genus, is listed as “protected” by the Mexican government and “endangered” by the IUCN. Once an abundant species, *Z. trichopus* now has a very limited and fragmented distribution (less than 5 000 km²) in the mountains of Michoacán. Reduction of the range of this species is believed to result from a combination of agricultural encroachment and elimination of the forest buffer separating *Z. trichopus* from its lower-elevation competitor, *Cratogeomys fumosus* (Hafner and Barkley, 1984). The planting of vast orchards of avocado (*Persea americana*) trees near known populations of *Z. trichopus* over the past 30 years has had an unknown impact on the pocket gophers. MSH and DJH visited 1 *Z. trichopus* locality on the side of Mt. Tancitaro in 1993 and noted abundant gopher activity in nearby avocado orchards. Studies of the continuing effects of agricultural encroachment and deforestation are critically needed to ensure the future of this endemic genus.

Geomys tropicalis (the tropical pocket gopher), endemic species, is listed as “threatened” by the Mexican government and “critically endangered” by the IUCN. *Geomys tropicalis* is restricted to a tiny region (<100 km²) near the town of Altamira, Tamaulipas. Only small fragments of suitable pocket gopher habitat were found in the vicinity of Altamira in 1993 (MSH, personal observation). This species is, indeed, critically endangered, and studies of the density and distribution of *G. tropicalis* populations are urgently needed to protect it from extinction.

Geomys arenarius (the desert pocket gopher) is not listed by the Mexican government but is listed as

Table 2. Distribution and conservation status of Mexican mammals of the family Heteromyidae. Conservation status in México is based on Semarnat (2010) and on international basis according to the IUCN (2012). Biogeographic provinces are defined following Morrone et al. (2005). The taxonomic list is modified from Patton (2005b) to include 1 additional species endemic to México (*Dipodomys ornatus*; Fernández et al., 2012). Biogeographic provinces are: Baja California (BAJA), California (CAL), Mexican Plateau (MP), Mexican Gulf (MGU), Mexican Pacific Coast (MPa), Sierra Madre Oriental (SMO), Sierra Madre Occidental (SMOcc), Sonora (SON), Tamaulipas (TAM), Trans-México Volcanic Belt (TMVB), and Yucatán (YUC)

<i>Species</i>	<i>Endemic</i>	<i>México listing</i>	<i>IUCN listing</i>	<i>Biogeographic province(s)</i>
<i>Chaetodipus arenarius</i> (Merriam, 1894)	yes	—	—	BC
<i>Chaetodipus arenarius albulus</i> (Nelson and Goldman, 1923)	yes	A	—	BC (Isla Magdalena and Estero Salinas of adjacent mainland)
<i>Chaetodipus arenarius ammophilus</i> (Osgood, 1907)	yes	A		BC (Isla Santa Margarita)
<i>Chaetodipus arenarius siccus</i> (Osgood, 1907)	yes	A		BC (Isla Cerralvo)
<i>Chaetodipus artus</i> (Osgood, 1909)	yes			MPa, SON
<i>Chaetodipus baileyi</i> (Merriam, 1894)	no			SON
<i>Chaetodipus baileyi insularis</i> Townsend, 1912	yes	P		SON (Isla Tiburón)
<i>Chaetodipus californicus</i> (Merriam, 1889)	no			CAL
<i>Chaetodipus dalquesti</i> (Roth, 1976)	yes	Pr	Vulnerable B1ab (iii)	BC
<i>Chaetodipus eremicus</i> (Mearns, 1898)	no			MPI
<i>Chaetodipus fallax</i> (Merriam, 1889)	no			BC, CAL
<i>Chaetodipus fallax anthonyi</i> (Osgood, 1900)	yes	A		BC (Isla Cedros)
<i>Chaetodipus formosus</i> Merriam, 1889	no			BC
<i>Chaetodipus goldmani</i> (Osgood, 1900)	yes		Near threatened	SON
<i>Chaetodipus hispidus</i> (Baird, 1858)	no			MPI, SMOc, TAM
<i>Chaetodipus intermedius</i> (Merriam, 1889)	no			MPI, SON
<i>Chaetodipus intermedius minimus</i> (Burt, 1932)	yes	A		SON (Isla Dátil)
<i>Chaetodipus lineatus</i> (Dalquest, 1951)	yes		Data deficient	MPI
<i>Chaetodipus nelsoni</i> (Merriam, 1894)	no			MPI
<i>Chaetodipus penicillatus</i> (Woodhouse, 1852)	no			SON
<i>Chaetodipus penicillatus seri</i> Nelson, 1912	yes	A		SON (Isla Tiburón)
<i>Chaetodipus pernix</i> (J. A. Allen, 1898)	yes			MPa, SON
<i>Chaetodipus rudinoris</i> (Elliot, 1903)	no			BC
<i>Chaetodipus rudinoris fornicatus</i> Burt, 1932	yes	P		BC (Isla Montserrat)
<i>Chaetodipus spinatus</i> (Merriam, 1889)	no			BC
<i>Chaetodipus spinatus bryanti</i> (Merriam, 1894)	yes	P		BC (Isla San José)
<i>Chaetodipus spinatus evermanni</i> (Nelson and Goldman, 1929)	yes	E		BC (Isla Mejía)
<i>Chaetodipus spinatus guardiaae</i> Burt, 1932	yes	A		BC (Isla Angel de la Guarda)
<i>Chaetodipus spinatus lambi</i> Benson, 1930	yes	A		BC (Isla Espíritu Santo)
<i>Chaetodipus spinatus latijugularis</i> Burt, 1932	yes	P		BC (Isla San Francisco)
<i>Chaetodipus spinatus lorenzi</i> Banks, 1967	yes	A		BC (Isla San Lorenzo Norte and Isla San Lorenzo Sur)
<i>Chaetodipus spinatus magdalenae</i> Osgood, 1907	yes	A		BC (Isla Magdalena)
<i>Chaetodipus spinatus marcosensis</i> Burt, 1932	yes	A		BC (Isla San Marcos)
<i>Chaetodipus spinatus margaritae</i> (Merriam, 1894)	yes	A		BC (Isla Santa Margarita)
<i>Chaetodipus spinatus occultus</i> Nelson, 1912	yes	A		BC (Isla Carmen)
<i>Chaetodipus spinatus pullus</i> Burt, 1932	yes	A		BC (Isla Coronados)
<i>Chaetodipus spinatus seorus</i> Burt, 1932	yes	A		BC (Isla Danzante)
<i>Dipodomys compactus</i> True, 1889	no			TAM
<i>Dipodomys deserti</i> Stephens, 1887	no			SON
<i>Dipodomys gravipes</i> Huey, 1925	yes	E	Critically Endangered D	BC
<i>Dipodomys merriami</i> Mearns, 1890	no			BC, MPI, SON, TAM
<i>Dipodomys merriami insularis</i> (Merriam, 1907)	yes	P	Critically Endangered B1 ab(iii,v)	BC (Isla San José)

Table 2. Continues

Species	Endemic	México listing	IUCN listing	Biogeographic province(s)
<i>Dipodomys merriami margaritae</i> (Merriam, 1907)	yes	P	Critically Endangered B1 ab(v)	BC (Isla Santa Margarita)
<i>Dipodomys merriami mitchelli</i> (Mearns, 1897)	yes	A		SON (Isla Tiburón)
<i>Dipodomys nelsoni</i> Merriam, 1907	no			MPI
<i>Dipodomys ordii</i> Woodhouse, 1853	no			MPI, TAM
<i>Dipodomys ornatus</i> Merriam, 1894	yes			MPI
<i>Dipodomys phillipsii</i> Gray, 1841	yes	Pr		TMVB
<i>Dipodomys phillipsii oaxacae</i> Hooper, 1947	yes	A		TMVB
<i>Dipodomys phillipsii perotensis</i> (Merriam, 1894)	yes	A		TMVB
<i>Dipodomys phillipsii phillipsii</i> Gray, 1841	yes	A		TMVB
<i>Dipodomys simulans</i> Merriam, 1904	no			BC, CAL
<i>Dipodomys spectabilis</i> Merriam, 1890	no		Near Threatened	MPI, SON
<i>Heteromys desmarestianus</i> Gray, 1868	no			CHI, MPa, YUC
<i>Heteromys gaumeri</i> J. A. Allen and Chapman, 1897	no			YUC
<i>Heteromys nelsoni</i> Merriam, 1902	yes	Pr	Endangered B1 ab(i,ii,iii,v)	CHI
<i>Liomys irroratus</i> (Gray, 1868)	no			MPI, TAM, SMor, TMVB, SMOc, SMS
<i>Liomys pictus</i> (Thomas, 1893)	yes			BAL, MGU, MPa, SON, TMVB
<i>Liomys salvini</i> (Thomas, 1893)	no			MPa
<i>Liomys spectabilis</i> Genoways, 1971	yes	Pr	Endangered B1 ab(iii)	TMVB
<i>Perognathus amplus</i> Osgood, 1900	no			SON
<i>Perognathus amplus amplus</i> Osgood, 1900	no	Pr		SON
<i>Perognathus flavescens</i> Merriam, 1889	no			MPI
<i>Perognathus flavus</i> Baird, 1855	no			MPI, SON, TMVB
<i>Perognathus longimembris</i> (Coues, 1875)	no			BC, CAL, SON
<i>Perognathus merriami</i> J. A. Allen, 1892	no			MPI, TAM

“near threatened” by the IUCN. We have observed that this species is still widespread in south-central New México (DJH, personal observation) but its dependence on sandy bottomlands subject to grazing and prolonged fire suppression may soon pose the threat of extinction. Populations are reportedly dense along the Rio Grande in southern New Mexico and in the vicinity of El Paso, Texas (IUCN, 2012), but prolonged periods of warming and drying threatens their continued existence. The species is known in México only along the Río Grande (= Río Bravo) in the vicinity of Juárez, Chihuahua, and the nearby Samalayuca sand dunes (Anderson, 1972; Ceballos and Oliva, 2005). Ceballos and Navarro (1991) considered these populations to be endangered based on their limited distribution in which they have suffered from overgrazing, industrial development, and urban growth. Populations in the Samalayuca dunes are afforded protection in a 632 km² portion of the dune field that was declared a Natural Protected Area by the Mexican government in 2009. The status of populations of *G. arenarius* in northern Chihuahua

should be investigated to ascertain the level of risk faced by these populations.

Geomys personatus personatus (the Texas pocket gopher), subspecies of *G. personatus*, occurs along the coast of northern Tamaulipas and is listed as “threatened” by the Mexican government. Hafner et al. (1989) considered *G. personatus* to be “Lower Risk, near threatened” based on its restricted distribution in southern Texas and adjacent Tamaulipas, and 3 subspecies (*G. p. fuscus*, *G. p. maritimus*, and *G. p. streckeri*) to be threatened based on their restricted distributions in Texas. Although *G. personatus* is not currently listed by the IUCN, the report on this species states that at least 3 subspecies of *G. personatus*, including the Mexican subspecies, are threatened by continued habitat loss within their restricted ranges (IUCN, 2012). Given the extremely limited distribution of *G. p. personatus* in northern Tamaulipas and its dependence on loose, sandy soil that is being used for agricultural purposes, its continued listing by the Mexican government is appropriate. As with *G. arenarius*

in northern Chihuahua, the status of populations of *G. personatus* in northern Chihuahua should be investigated to ascertain the level of risk faced by these populations.

Pappogeomys bulleri alcorni (Alcorn's pocket gopher), endemic subspecies, is listed as "protected" by the Mexican government and "critically endangered" by the IUCN. It occurs in a small region near the town of Mazamitla, Michoacán, where it comes into contact (or near contact) with the much larger and behaviorally dominant *Cratogeomys fumosus*. As with other threatened or endangered species of pocket gophers, the major threats to *P. b. alcorni* are fragmentation of its habitat for agricultural use, habitat loss through deforestation, and targeted killing by farmers. Demastes *et al.* (2002) trapped in agricultural fields near the type locality and captured only *C. fumosus*. In a more recent visit to this region (2009), specimens of *P. b. alcorni* were absent in agricultural fields but were abundant in the forested hillsides near the type locality (MSH and DJH, personal observation). *P. b. alcorni*, unlike most pocket gophers, appears to be a forest specialist (as are the other subspecies of *P. bulleri*; Hafner *et al.*, 2009) and may be more widespread in this region than previously thought. A survey of the status of *P. b. alcorni* populations in the forests near its type locality may lead to reevaluate its risk status.

Cratogeomys fumosus neglectus (the Querétaro pocket gopher), endemic subspecies of pocket gopher, is listed as "threatened" by the Mexican government (as *C. neglectus*), but is not listed by the IUCN because it is a subspecies of a widespread species (*C. fumosus*) that is relatively common throughout its range (Hafner, *et al.*, 2004; IUCN, 2012). The IUCN account for *C. fumosus*, however, refers to the subspecies *neglectus* and states that the isolated population in Querétaro is at risk. *Cratogeomys fumosus neglectus* is known from a very restricted area near the towns of Pinal de Amoles and La Cañada, Querétaro, and although it is often locally abundant where it occurs (León *et al.*, 2001), its restricted distribution may necessitate continued protection by the Mexican government. A survey of the status of *C. f. neglectus* populations in the mountains surrounding its type locality is needed to clarify its current risk status.

Cratogeomys fumosus fumosus (the smoky pocket gopher), as with *C. f. neglectus* (see preceding account), *C. f. fumosus* is listed as "threatened" by the Mexican government (as *C. fumosus*), but is not listed by the IUCN because it is a subspecies of a widespread species that is not threatened over most of its range. However, the IUCN report for *C. fumosus* refers to the subspecies *fumosus* and states that populations of *C. fumosus* in the state of Colima are at risk. Hafner *et al.* (2004) used molecular evidence to show that *C. f. fumosus* is much more widespread in

México that previously thought (e.g., Hall, 1981). Rather than being restricted to the vicinity of Colima city, *C. f. fumosus* is patchily distributed over much of western Michoacán and the eastern slopes of the Sierra Madre del Sur in Jalisco and Colima (Hafner *et al.*, 2004). Where it occurs, populations of *C. f. fumosus* appear to be in good condition (MSH, personal observation), so continued listing of this subspecies by the Mexican government probably is unnecessary.

Orthogeomys lanius (the big pocket gopher), endemic species of pocket gopher, is listed as "threatened" by the Mexican government and "critically endangered" by the IUCN. Prior to 2013, *O. lanius* was known only from the type locality of Xuchil, Veracruz, where it was originally collected in 1904. However, the species was recently rediscovered in central Veracruz by M. S. Hafner, D. J. Hafner, and E. E. Gonzáles (manuscript in preparation) and mitochondrial DNA sampled from the newly discovered individuals is nearly identical to DNA extracted from the skin of 1 of the 109-year-old specimens. Phylogenetic analyses show *O. lanius* to be a valid species sister to *O. hispidus*. Observations in the field suggest that *O. lanius* is reasonably abundant in a roughly 1 000 km² region of central Veracruz, where it persists in forested refugia often too steep and rugged for cultivation by humans. The actual distribution and abundance of *O. lanius* should be investigated through fieldwork in the area of its type locality.

Orthogeomys cuniculus (the Oaxacan pocket gopher), endemic pocket gopher, is listed as "threatened" by the Mexican government but "data deficient" by the IUCN. Recent molecular evidence based on DNA extracted from the skin of a paratype of *O. cuniculus* shows this taxon to be nested phylogenetically within specimens of *O. grandis* (M. S. Hafner, unpublished data). In January 2010, we found abundant pocket gophers activity in the vicinity of the type locality of *O. cuniculus* (Zanatepec, Oaxaca; MSH and DJH, personal observation), therefore, if future research confirms that *O. cuniculus* is a junior synonym of *O. grandis*, then there is no need to list this population of *O. grandis* as threatened or endangered.

Family Heteromyidae. The rodents of nocturnal nature, mostly in sparsely populated desert regions, results in their generally being regarded as "mice," although most people in rural communities recognize the "rata canguro" (local name in Spanish) based on a hopping, long-tailed rodent caught in a light at night. If regarded at all, most heteromyid rodents are generally considered pests in a wasteland. As species that are tightly adapted to the North American regional deserts, however, the arid-adapted heteromyid rodents signal the state of health and threats to these unique biotic zones, the richest cores of which occur

in México. Similarly, because of their ability to survive on arid islands along the Pacific coast and in the Gulf of California, the status of heteromyid rodents reflects the impacts of human-induced threats including exotic plant and animal introductions and habitat depletion. Moreover, the long evolutionary history of heteromyid rodents, particularly of the genus *Chaetodipus* in North American regional deserts has made them exceptional taxa in which to reconstruct the dynamic geological and biogeographic history of regional deserts (Fernández et al., 2012; Hafner and Riddle, 2011; Neiswenter and Riddle, 2010; Riddle and Hafner, 2006a,b; Riddle et al., 2000a,b). Similarly, phylogeographic studies of the genus *Heteromys*, spanning the Central American land bridge between North America and South America, should provide additional detail to the biogeographic history of that region.

México is the center of diversity for heteromyid rodents and since most of the members of this family are arid-adapted, it is not surprising that their highest diversity occurs in the deserts (Table 2), where our trapping efforts have shown that a single trap-line sampling local microhabitats often will yield 2 species of *Dipodomys*, 2-3 species of *Chaetodipus*, and 1 species of *Perognathus* (DJH, personal observation). More than 50% of Heteromyid rodents in México inhabit only 1 biogeographic province with a few widespread species.

In general, agricultural conversion of desert habitat poses the greatest threat to heteromyid species, whereas the majority of threatened subspecies occur on small desert islands off the Pacific coast and in the Gulf of California, where they have been subjected to a variety of human-induced threats.

Species of conservation concern. As summarized by Hafner and Riddle (2005), desert regions of North America have disappeared at an alarming rate in the face of agricultural conversion and urban expansion. In the United States, the San Joaquin Valley of California with its 22 endemic species and subspecies of arid-adapted mammals had suffered 98% conversion to agriculture by 1976 (Williams and Kilburn, 1992), while the Mojave Desert, Pacific coastal sage desert, and the northern periphery of the Sonoran Desert have retreated in face of explosive expansion and related agricultural conversion of Los Angeles (California), Las Vegas (Nevada), and Phoenix (Arizona). In México, agricultural conversion has caused the probable extinction of *D. gravipes* in the coastal sage desert of northern Baja California, and threatens the fog-desert Magdalena Plains of the Baja California Peninsula's Cape Region (*C. dalquesti*), the coastal thorn-scrub desert of Sinaloa and Nayarit (*C. goldmani*), desert grassland habitat of the Mexican Plateau (*D. spectabilis*), and the Oriental Basin of Puebla, Tlaxcala, and Veracruz (*D. phillipsii*).

Elsewhere in México, entire tracts of native desert have disappeared under agricultural conversion (the Altiplano of Zacatecas, Desierto Mayrán of Coahuila). In Sonora, the core region of the Sonoran Desert is severely threatened by the simultaneous targeted removal of mesquite woodland (Hafner and Riddle, 2005; Hoffmeister, 1986) and the more insidious and widespread introduction of buffelgrass (*Pennisetum ciliare*), which competes with native plants and promotes disastrous wildfires (Arizona-Sonora Desert Museum, 2012; Hafner, 2012). In addition to restricting already limited distributions of some species, the twin threats of agricultural conversion and urban expansion have destroyed areas of contact between species and faunas. For example, the Mexicali-El Centro-Yuma-San Luis development area has nearly eradicated a region in northern Baja California where the Mojave, Sonoran, and Peninsular regional deserts intermix, including contact of 9 species of *Chaetodipus*. On a more local level, we (DJH, personal observation) revisited in 2005 a site of contact between *C. dalquesti* and *C. arenarius* on the Magdalena Plains near Insurgentes, Baja California Sur that we had first detected in 1999. Six years later, heavy equipment was plowing under desert for new agricultural fields within a few kilometers of this formerly remote, undisturbed site.

Three other species are considered to be of conservation concern because of their restricted distributions: *C. lineatus* (southwestern San Luis Potosí and southeastern Zacatecas); *H. nelsoni* (southern Chiapas and western Guatemala); and *L. spectabilis* (southeastern Jalisco). Specific threats to any of the 3 restricted regions are not known. The validity of *C. lineatus* (Dalquest, 1951) has been questioned (Williams et al., 1993) because of its similarity to *C. nelsoni* (with which it is supposedly sympatric), subtle distinguishing characteristics (color and texture of pelage, variable characters associated with age and molt), and inability of subsequent workers to capture specimens clearly referable to the species. Nowhere else in the distribution of *Chaetodipus* are 2 coarse-haired members of the genus widely sympatric, and genetic samples gathered from known localities have rendered only *C. nelsoni* (DJH, personal observation).

Subspecies of conservation concern. There are 23 out of 27 subspecies considered to be of conservation concern are restricted to islands near the Pacific coast or in the Gulf of California (Table 2). These populations, many of which previously were considered as species distinct from their mainland counterparts, have been subjected to a variety of human-induced impacts, including introduction of non-native predators and competitors (e.g., cats, goats, *Rattus*, *Mus*), introduction of congeneric competitors from the mainland, habitat modification (e.g., clearing of ironwood; introduction of iceplant), and direct poisoning campaigns

(summarized in Hafner and Riddle, 2005; Lawlor et al., 2002). Native mammals are known from 36 islands, based largely on a single (or rarely a few) trapping efforts during the first half of the twentieth century. Subsequent resampling efforts during the last 50 years have generally been at the same accessible sites, and 14 of the native forms are considered to be extinct, possibly extinct, or in danger of extinction (Hafner and Riddle, 2005). As noted by Hafner and Riddle, 2005:239, "Species may be disappearing that have never been detected." More extensive and intensive sampling is necessary to confirm extinction and provide baseline data with which to evaluate future change, including introduction of mainland forms from both natural over-water dispersal (e.g., rafting) or human-related activities (e.g., transport on fishing vessels). Although many of the islands are included in the Islas del Golfo de California natural protected area (<http://www.conanp.gob.mx>), 4 of the larger islands are privately or communally owned (Tiburón, del Carmen, Cerralvo, and San José). Adverse human impact associated with increased tourism (e.g., development; introduction of exotic species) likely will increase with government-backed projects such as *Escalera Náutica*, a chain of 22 marinas (10 existing, 12 new) around the Baja California Peninsula (<http://bajaquest.com/escaleranautica/>; Boletín Oficial del Gobierno del Estado de Baja California Sur, 2000; Hafner and Riddle 2005).

Three other subspecies of conservation concern, all subspecies of *D. phillipsii*, are restricted to the southeastern peripheral deserts of eastern TMVB (Fernández et al., 2012), which are subjected to extensive agricultural conversion. A molecular analysis by Fernández et al. (2012) recognized a northern clade of *D. phillipsii* (formerly *D. p. ornatus*) to be specifically distinct. The remaining subspecies of conservation concern, *P. a. amplus* (previously *P. a. rotundus*), enjoys an extensive distribution in Arizona and only marginally occurs across the border in México.

Suggested modifications to conservation priorities. Amori and Gippoliti (2003) have emphasized the importance of considering taxonomic rank in rodent conservation, and Amori et al. (2011) have supported the generally accepted importance of biodiversity hotspots (regions of high species diversity) in setting conservation priorities. From the perspective of rodent conservation, we argue instead for a habitat-based approach that focuses on the conservation of functional ecosystems, as advocated by Hafner et al. (1998). Although we agree that endangered genera (e.g., the endangered, endemic genus *Zygogeomys*) merit special consideration, the application of species versus subspecific distinction in the case of disjunct isolates (e.g., island populations) often is subjective. Similarly, emphasis on biodiversity hotspots may misdirect conservation efforts,

as hotspots often indicate regions of contact between adjoining biotas and as such may represent peripheral, and potentially ephemeral, habitats for both biotas. The ubiquitous nature of rodents, and the often close matching between a taxon and a specific habitat, makes them ideal as indicators of habitat and ecosystem health, and as early warnings of adverse impact. An ecosystem approach would consider first, the number and diversity of threatened taxa (regardless of taxonomic rank) in a particular habitat, and only then prioritize based on taxonomic rank and degree of threat. It is likely that an ecosystem with a variety of threatened rodents is likely to contain a variety of other living organisms that also are threatened. Because of limited funds, conservation agencies are forced to make pragmatic decisions about conservation priorities, and we argue that those funds should be targeted on preservation of functional ecosystems under the greatest threat, rather than on individual species.

Following these guidelines, we would suggest the following modifications to the list of threatened geomyid and heteromyid rodents of México. No taxon with a limited distribution in México but with a widespread distribution elsewhere should be included (e.g., *P. a. amplus*). Protected status should be accorded to threatened populations and subspecies, just as it is to threatened species (e.g., all threatened island forms), and protected status should be restricted to only those subspecies or populations that actually are threatened, rather than to the entire species (e.g., *D. s. cratodon* in the Chihuahuan Desert, and *D. s. intermedius* of the Sonoran Desert, instead of the entire species, *D. spectabilis*).

In addition to protecting taxa that currently are threatened, it remains necessary to adopt a proactive approach to mitigate adverse human impact before it results in a threatened status for species. Probably the most difficult task facing rodent conservation efforts in México is the common perception of a uniform, widespread rodent community over extensive areas, which cannot seriously be threatened by human impact. Thus, the Oriental Basin of the eastern TMVB has been reduced to marginal, peripheral pockets of a formerly widespread arid-adapted community, with at least 4 threatened rodent species (*D. phillipsii*, *Neotoma nelsoni*, *Peromyscus bullatus*, and *Xerospermophilus perotensis*), while the vast Sonoran Desert region of Sonora and the Sinaloan thorn-scrub are being dramatically altered by active habitat conversion and introduced exotics. Surveys of indicators of these broad arid regions (e.g., *Peromyscus merriami* in the mesquite forests of the Sonoran Desert; *C. goldmani* and *Neotoma phenax* in the Sinaloan thorn-scrub) are necessary to assess the impact of current human-mitigated threats to each region. As sensitive indicators of habitat health

and as important components of the food chain of most terrestrial ecosystems, rodents can provide those critical early warnings of adverse human impact to ecosystems, and public education should emphasize these important roles of rodents.

Acknowledgments

Thanks to Juan Carlos Windfield Pérez who kindly prepared the figures, David Valenzuela and 2 anonymous reviewers for their critical evaluations of this manuscript.

Literature cited

- Amori, G. and S. Gippoliti. 2003. A higher-taxon approach to rodent conservation priorities for the 21st century. *Animal Biodiversity and Conservation* 26:1-18.
- Amori, G., S. Gippoliti and L. Luiselli. 2011. Do biodiversity hotspots match rodent conservation hotspots? *Biodiversity and Conservation* 20:3693-3700.
- Anderson, S. 1972. Mammals of Chihuahua: taxonomy and distribution. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 148:151-410.
- Arizona-Sonora Desert Museum. 2012. Invaders. Available online at http://www.desertmuseum.org/invaders/invaders_buffelgrass.php. Last access: 15.XI.2012.
- Boletín Oficial del Gobierno del Estado de Baja California Sur. 2000. Plan maestro de desarrollo y reglamento de usos del suelo, normas de ocupación, construcción, mantenimiento y control ambiental "Desarrollo Ecoturístico Isla San José" vol. 27, no. 38, Noviembre 30.
- Brylski, P. 1993. The evolutionary morphology of heteromyids. *In* Biology of the Heteromyidae. Special Publication No. 10, H. H. Genoways and J. H. Brown (eds.). The American Society of Mammalogists, Provo. p. 357-385.
- Carleton, M. D. and G. G. Musser. 2005. Order Rodentia. *In* Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference, D. E. Wilson and D. A. Reeder (eds.). The Johns Hopkins University Press, Baltimore. p. 745-751.
- Ceballos, G. and D. Navarro. 1991. Diversity and conservation of Mexican mammals. *In* Topics in Latin American Mammalogy: history, biodiversity, and education, M. A. Mares and D. J. Schmidly (eds.). University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma. p. 167-198.
- Ceballos, G. and G. Oliva (coords.). 2005. Los Mamíferos Silvestres de México. Fondo de Cultura Económica, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D. F. 986 p.
- Ceballos, G., J. Arroyo-Cabrales and R. A. Medellín. 2002. The mammals of México: composition, distribution, and status. Occasional Papers, The Museum, Texas Tech University 218:1-27.
- Corona, A. Ma., V. H. Toledo and J. J. Morrone. 2007. Does the Trans-Mexican Volcanic Belt represent a natural biogeographic unit? An analysis of the distributional pattern of Coleoptera. *Journal of Biogeography* 34:1008-1015.
- Dalquest, W. W. 1951. Six new mammals from the state of San Luis Potosí, Mexico. *Journal of the Washington Academy of Sciences* 41:361-364.
- Demastes, J. W., T. A. Spradling, M. S. Hafner, D. J. Hafner and D. L. Reed. 2002. Systematics and phylogeography of pocket gophers in the genera *Cratogeomys* and *Pappogeomys*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 22:144-154.
- Fernández, J. A., F. A. Cervantes and M. S. Hafner. 2012. Molecular systematics and biogeography of the Mexican endemic kangaroo rat, *Dipodomys phillipsii* (Rodentia: Heteromyidae). *Journal of Mammalogy* 93:560-571.
- Genoways, H. H. 1973. Systematics and evolutionary relationships of spiny pocket mice, genus *Liomys*. Special Publications, The Museum, Texas Tech University 5:1-368.
- Hafner, D. J. 2012. Rodents of Sonora. *In* Estudios sobre la biología de roedores silvestres de México, F. A. Cervantes and C. Ballesteros (eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México and Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, México, D. F. p. 23-34.
- Hafner, D. J. and B. R. Riddle. 2005. Mammalian phylogeography and evolutionary history of northern Mexico's deserts. *In* Biodiversity, ecosystems, and conservation in northern Mexico, J. L. E. Cartron, G. Ceballos and R. S. Felger (eds.). Oxford University Press, New York. p. 225-245.
- Hafner, D. J. and B. R. Riddle. 2011. Boundaries and barriers of North American warm deserts: an evolutionary perspective. *In* Palaeogeography and palaeobiogeography: biodiversity in space and time, P. Upchurch, A. McGowan, and C. Slater (eds.). The Systematics Association Special Volume Series, CRC Press, Boca Raton. p. 75-113.
- Hafner, D. J., E. Yensen and G. L. Kirkland, Jr. 1998. North American rodents, status survey and conservation action plan. Cambridge: rodent specialist group, Species Survival Commission, IUCN. Gland and Cambridge. 171 p.
- Hafner, D. J., M. S. Hafner, G. L. Hastly, T. A. Spradling and J. W. Demastes. 2008. Evolutionary relationships of pocket gophers (*Cratogeomys castanops* species group) of the Mexican Altiplano. *Journal of Mammalogy* 89:190-208.
- Hafner, J. C. 1993. Macroevolutionary diversification in heteromyid rodents: heterochrony and adaptation in phylogeny. *In* Biology of the Heteromyidae, H. H. Genoways and J. H. Brown (eds.). Special Publication No. 10, The American Society of Mammalogists, Provo. p. 291-318.
- Hafner, J. C., J. E. Light, D. J. Hafner, M. S. Hafner, E. Reddington, D. S. Rogers and B. R. Riddle. 2007. Basal clades and molecular systematics of heteromyid rodents. *Journal of Mammalogy* 88:1129-1145.
- Hafner, M. S. and L. J. Barkley. 1984. Genetics and natural history of a relictual pocket gopher, *Zygogeomys* (Rodentia: Geomyidae). *Journal of Mammalogy* 65: 474-479.
- Hafner, M. S. and D. J. Hafner. 2009. Systematics and conservation status of the pocket gophers of México. *In* 60 Años de la Colección Nacional de Mamíferos del Instituto de Biología, UNAM: aportaciones al conocimiento y conservación de los mamíferos Mexicanos, F. A. Cervantes, Y. Hortelano and J.

- Vargas (eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 301-308.
- Hafner, M. S., T. A. Spradling, J. E. Light, D. J. Hafner and J. R. Demboski. 2004. Systematic revision of pocket gophers of the *Cratogeomys gymnurus* species group. *Journal of Mammalogy* 85:1170-1183.
- Hafner, M. S., J. E. Light, D. J. Hafner, S. V. Brant, T. A. Spradling and J. W. Demastes. 2005. Cryptic species in the Mexican pocket gopher *Cratogeomys merriami*. *Journal of Mammalogy* 86:1095-1108.
- Hafner, M. S., D. J. Hafner, J. W. Demastes, G. L. Hasty, J. E. Light and T. A. Spradling. 2009. Evolutionary Relationships of Pocket Gophers of the Genus *Pappogeomys* (Rodentia: Geomyidae). *Journal of Mammalogy* 90:47-56.
- Hafner, M. S., A. R. Gates, V. L. Mathis, J. W. Demastes and D. J. Hafner. 2011. Redescription of the pocket gopher *Thomomys atrovarius* from the Pacific coast of mainland Mexico. *Journal of Mammalogy* 92:1367-1382.
- Hall, E. R. 1981. The mammals of North America. John Wiley & Sons, New York. 600 p.
- Hoffmeister, D. F. 1986. Mammals of Arizona. University of Arizona Press, Tucson. 602 p.
- IUCN. 2012. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.2. <<http://www.iucnredlist.org>>. Last access: 14.I.2013.
- Jones, T. 1993. Social systems of heteromyid rodents. *In* Biology of the Heteromyidae. Special Publication No.10, H. H. Genoways and J. H. Brown (eds.). The American Society of Mammalogists, Provo. p. 575-592.
- Lawlor, T. E., D. J. Hafner, P. Stapp, B. R. Riddle and S. T. Álvarez-Castañeda. 2002. The mammals. *In* A new island biogeography in the Sea of Cortés, second edition, T. J. Case, M. L. Cody and E. Ezcurra (eds.). Oxford University Press, Oxford. p. 326-361.
- León, L., T. C. Monterrubio and M. S. Hafner. 2001. *Cratogeomys neglectus*. *Mammalian Species* 685:1-4.
- Lidicker, W. Z., Jr. (ed.) 1989. Rodents: a world survey of species of conservation concern. Occasional Papers, IUCN Species Survival Commission 4:1-60.
- Lidicker, W. Z. J. 2007. Issues in rodent conservation. *In* Rodent societies: an ecological and evolutionary perspective, J. O. Wolff y P. W. Sherman (eds.). The University of Chicago Press, Chicago. p. 453-462.
- MacPhee, D. E. and C. Flemming. 1999. Requiem aeternum, the last five hundred years of mammalian species extinctions. *In* Extinctions in near time, R. D. E. MacPhee (ed.). New York, Kluwer Academic/Plenum, New York. p. 333-71.
- Luna, I., J. J. Morrone and D. Espinosa. 2007. Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana. Conabio, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 514 p.
- Mathis, V. L., M. S. Hafner, D. J. Hafner and J. W. Demastes. 2013a. Resurrection and redescription of the pocket gopher *Thomomys sheldoni* from the Sierra Madre Occidental of Mexico. *Journal of Mammalogy* 94:544-560.
- Mathis, V. L., M. S. Hafner, D. J. Hafner and J. W. Demastes. 2013b. *Thomomys nayarensis*, a new species of pocket gopher from the Sierran del Nayar, Nayarit, Mexico. *Journal of Mammalogy* 94:983-994.
- Morrone, J. J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76:207-252.
- Morrone, J. J., D. E. Organista and J. Llorente B. 2002. Mexican biogeographic provinces: preliminary scheme, general characterization, and synonymies. *Acta Zoológica Mexicana* 85:83-108.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. Fonseca and J. Kents. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858.
- Neiswenter, S. and B. R. Riddle. 2010. Diversification of the *Perognathus flavus* species group in emerging arid grasslands of western North America. *Journal of Mammalogy* 91:348-362.
- Patton, J. L. 2005a. Family Heteromyidae. *In* Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference, 3rd ed, D. E. Wilson and D. M. Reeder (eds.). Johns Hopkins University Press, Baltimore. p. 844-858.
- Patton, J. L. 2005b. Family Geomyidae. *In* Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference, 3rd ed, D. E. Wilson and D. M. Reeder (eds.). Johns Hopkins University Press, Baltimore. p. 859-870.
- Rabinowitz, D. 1981. Seven forms of rarity. *In* The biological aspects of rare plant conservation, H. Synge (ed.). Wiley, Chichester, UK. p. 205-127.
- Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot and J. Fa (eds.). 1993. Diversidad biológica de México. Orígenes y distribución. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F. 792 p.
- Ramírez-Pulido, J., J. Arroyo-Cabrales and N. González. 2008. Mamíferos. *In* Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad, catálogo taxonómico de especies de México. CDI, S. Ocegueda y J. Llorente-Bousquets (coords.). Conabio, México, D. F.
- Reichman, O. J. and M. V. Price. 1993. Ecological aspects of heteromyid foraging. *In* Biology of the Heteromyidae. Special Publication No. 10, H. H. Genoways and J. H. Brown (eds.). The American Society of Mammalogists, Provo. p. 539-574.
- Riddle, B. R. and D. J. Hafner. 2006a. Biogeografía y biodiversidad de los desiertos cálidos del norte de México y suroeste de Estados Unidos. *In* Genética y mamíferos mexicanos: presente y futuro, E. Vázquez and D. J. Hafner (eds.). New Mexico Museum of Natural History & Science Bulletin 32:1-73.
- Riddle, B. R. and D. J. Hafner. 2006b. A step-wise approach to integrating phylogeographic and phylogenetic biogeographic perspectives on the history of a core North American warm deserts biota. *Journal of Arid Environments* 66:435-461.
- Riddle, B. R., D. J. Hafner and L. F. Alexander. 2000a. Comparative phylogeography of Bailey's pocket mouse (*Chaetodipus baileyi*) and the *Peromyscus eremicus* species group: historical vicariance of the Baja California Peninsular Desert. *Molecular Phylogenetics and Evolution*

- 17:161-172.
- Riddle, B. R., D. J. Hafner, L. F. Alexander and J. R. Jaeger. 2000b. Cryptic vicariance in the historical assembly of a Baja California peninsular desert biota. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 97:14438-14443.
- Ríos, E. and S. T. Álvarez-Castañeda. 2010. Phylogeography and systematic of the San Diego pocket mouse (*Chaetodipus fallax*). *Journal of Mammalogy* 91:293-301.
- Rogers, D. S. and M. W. González. 2010. Phylogenetic relationships among spiny pocket mice (*Heteromys*) inferred from mitochondrial and nuclear sequence data. *Journal of Mammalogy* 91:914-930.
- Schmidly, D. J., K. T. Wilkins and J. N. Derr. 1993. Biogeography. *In* Biology of the Heteromyidae. Special Publication No. 10, H. H. Genoways and J. H. Brown (eds.). The American Society of Mammalogists, Provo. p. 319-354.
- Semarnat, 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental - Especies nativas de México de flora y fauna silvestres - Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio - Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación, 6 de Septiembre de 2010, http://dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5173091&fecha=30/12/2010; last Access: 06.XI.2012.
- Stein, B. R. 2000. Morphology of subterranean rodents. *In* Life underground: the biology of subterranean rodents, E. A. Lacey, J. L. Patton y G. N. Cameron (eds). The University of Chicago Press, Chicago. p. 19-61.
- Strattersfield, A. J., M. J. Crosby, A. J. Long and D. C. Wege. 1998. Endemic bird areas of the world, priorities for biodiversity conservation. Birdlife Conservation Series, Birdlife International, Cambridge, United Kingdom. 7:1-846 pp.
- Williams, D. F. and K. S. Kilburn. 1992. The conservation status of the endemic mammals of the San Joaquin Faunal Region, California. *In* Endangered and sensitive species of the San Joaquin Valley, California, D. F. Williams, S. Byrne and T. Rado (eds.). California Energy Commission, Sacramento. p. 329-345.
- Williams, D. F., H. H. Genoways and J. K. Braun. 1993. Taxonomy and systematics. *In* Biology of the Heteromyidae. Special Publication No. 10, H. H. Genoways and J. H. Brown (eds.). The American Society of Mammalogists, Provo. p. 38-190.



Crecimiento de plantas jóvenes de *Cordia dodecandra* (Boraginaceae) en tres etapas sucesionales de vegetación en Calotmul, Yucatán

Growth of young plants of *Cordia dodecandra* (Boraginaceae) in three successional stages of vegetation in Calotmul, Yucatán

Carlos Yam-Chin¹, Patricia Montañez-Escalante^{2✉} y Rocío Ruenes-Morales²

¹Instituto Tecnológico de Conkal. Km 16.3 antigua carretera Mérida-Motul, 97345 Mérida, Yucatán, México.

²Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. Universidad Autónoma de Yucatán. Km 15.5 Carretera Mérida-Xmatkuil, 97315 Mérida, Yucatán, México.

✉ montanez@uady.mx

Resumen. Las poblaciones naturales de *Cordia dodecandra*, siricote, en Yucatán se encuentran amenazadas por la sobreexplotación de su madera, apreciada por su dureza y veteado. Se requiere diseñar programas de reforestación y enriquecimiento de la vegetación en áreas perturbadas que consideren el crecimiento de esta especie en respuesta a los factores ambientales de selvas en diferentes grados de recuperación. El objetivo de este trabajo fue caracterizar las condiciones ambientales de temperatura, humedad y radiación fotosintéticamente activa en diferentes etapas sucesionales de vegetación: avanzada, media, temprana y sin vegetación, para determinar su influencia sobre el área foliar específica y el crecimiento de plantas jóvenes de siricote. En cada etapa sucesional se estableció una parcela con 60 plántulas de siricote, a distancias de 4 m entre línea de siembra y 2.7 m entre plantas. Después de 19 meses, los sitios en sucesión temprana son los más adecuados para el crecimiento de siricote. Existe una relación inversamente proporcional entre la incidencia de luz y el área foliar específica y una relación directamente proporcional entre humedad relativa y el área foliar específica. Se concluye que el siricote puede utilizarse en programas de enriquecimiento de la vegetación avanzada y para reforestar áreas en sucesión temprana.

Palabras claves: interacciones, microambiente, radiación.

Abstract. Natural populations of *Cordia dodecandra* (siricote) in Yucatán are threatened due to the overexploitation of their wood, valued by its hardness and grain. Reforestation, enrichment of vegetation in disturbed areas and commercial plantation programs of this species are needed. These programs must take into account the relation between plant growth and its response to the environmental factors occurring in forests in different stages of recovery. The aim of this study was to characterize the environmental conditions; temperature, humidity and photosynthetically active radiation; under different successional stages; advanced, intermediate, early and without vegetation; in order to determine the influence of specific leaf area and growth of siricote seedlings. On a patch of each successional stage, sixty seedlings of siricote were established in a plot. Distribution of seedlings was 4m between rows and 2.7 between plants. After 19 months, the early successional plot was the better site for siricote growth. We observed an inverse relationship between photosynthetically active radiation and specific leaf area and, a direct relationship between relative humidity and specific leaf area. According to our results siricote could be used in programs of enrichment of vegetation in advanced successional stages as well as for reforesting early successional areas.

Key words: interactions, microenvironment, radiation.

Introducción

La sucesión secundaria se caracteriza por cambios en la estructura y composición de la vegetación a través del tiempo producida por la acción de las actividades antropogénicas o los fenómenos naturales (Sánchez et

al., 2007; Dahdouh-Guebas et al., 2002). Estos cambios modifican el régimen de luz, temperatura y humedad que penetran en el sistema y generan microclimas que afectan las funciones básicas de las plantas como la fotosíntesis y el crecimiento, esto puede favorecer las interacciones positivas y la incorporación de especies en los estratos inferiores (Gehlhausen et al., 2000; Sherman et al., 2005; Martínez-Ramos y García-Orth, 2007; Lambers et al., 2008; Mendoza-Arroyo et al., 2011).

Recibido: 08 enero 2013; aceptado: 03 diciembre 2013

La radiación solar, además de ejercer influencia sobre la temperatura y la humedad presentes en un ecosistema, se le considera como el factor más importante para el crecimiento y desarrollo de una planta (Jaramillo-Robledo, 2005). Por lo general, la ausencia o el exceso generan cambios morfológicos en la hoja, sobre todo, en el grosor y en el área foliar (Maxwell et al., 1999; Close et al., 2009; Cruz-Rodríguez y López-Mata, 2010). Estos cambios pueden manifestarse en las plantas durante periodos continuos o estacionales de crecimiento, dependiendo de la intensidad lumínica que reciban las plantas (Lavender, 1984; Chapin et al., 1987; Puntieri, 2005).

Varios estudios demuestran el efecto de la cantidad de luz sobre el crecimiento de especies vegetales. Romo (2005), en plántulas de *Dipterix micrantha*, obtuvo mayor crecimiento en plantaciones mixtas con sombra que en claros. Moreno (1998) realizó estudios con el sajo (*Capnosperma panamensis*) a través de luz controlada con sombras de 10, 32 y 45%, obteniendo mayor crecimiento donde la intensidad lumínica era baja en comparación con otras parcelas donde las plantas se encontraban más expuestas a la luz.

El grado de tolerancia de las especies forestales a los factores ambientales es uno de los criterios más importantes a considerar en las actividades relacionadas con la recuperación de la selva, en los procesos de reforestación y en el enriquecimiento de la vegetación nativa (Khurana y Sing, 2001; Hau y Corlett, 2003; Rao et al., 2008). El enriquecimiento de la vegetación es una estrategia común utilizada en la recuperación de las selvas, aprovechando los espacios generados por la dinámica natural de la selva para incorporar especies nativas de valor comercial, como fuentes de productos maderables y de servicios ambientales (Zheng et al., 2000; Lozada et al., 2003; Souza y Valio, 2003; Griscom et al., 2005; Khumbongmayum et al., 2005).

Por lo anterior, es importante conocer cómo responden las plantas a las diferentes condiciones ambientales que se presentan durante los procesos de recuperación de las selvas, considerando que hay una relación muy estrecha entre el crecimiento y los factores ambientales (Harold y Hocker, 1984; Montgomery y Chazdon, 2002; López-Torres y Tamarit-Urias, 2005; Ekinci, 2006). El objetivo de este estudio fue caracterizar las condiciones ambientales en términos de temperatura, humedad y radiación fotosintéticamente activa en parcelas de selva en diferentes etapas sucesionales, para evaluar su influencia sobre el área foliar específica y el crecimiento en altura, así como el diámetro basal de plantas jóvenes de *C. dodecandra* (ciricote). Esta especie es apreciada por la dureza y el veteado de su madera. Se distribuye en el sur de México (Pennington y Sarukhán, 2005), y se

encuentra como parte de la agrobiodiversidad de los huertos familiares en las comunidades rurales (Benjamín et al., 2001; Moreno-Casasola y Paradowska, 2009; Zamora et al., 2009), también se puede encontrar poblaciones naturales en selvas medianas caducifolias y sudcaducifolias. Sin embargo, sus poblaciones se encuentran amenazadas por la sobreexplotación (Forster et al., 2002). Este estudio generará información sobre las condiciones adecuadas para el crecimiento de *C. dodecandra* en programas de reforestación, enriquecimiento de la vegetación en áreas perturbadas y plantaciones forestales comerciales.

Materiales y métodos

Área de estudio. El estudio se realizó en la finca forestal Chechen, localizado en el km 32 carretera Calotmul-Valladolid, municipio de Calotmul, Yucatán, México. El clima de la región está clasificado como cálido subhúmedo, con periodos de lluvias (junio a octubre), nortes (noviembre-enero) y de sequía (marzo-mayo). La temperatura media anual es de 26.3° C y la precipitación pluvial de 1 200 mm anuales (García, 1988).

El área se encuentra a una altitud promedio de 15 m snm. Su fisiografía es plana, constituida por una llanura de barrera, con piso rocoso escarpado con ligeros lomeríos, conformados por montículos de piedra (Duch, 1991). Los suelos son del tipo cambisol y litosol (Bautista et al., 2005). Pennington y Sarukhán (2005) clasifican la vegetación de la zona como selva mediana subcaducifolia.

***Cordia dodecandra*-establecimiento.** Las semillas de ciricote se obtuvieron de un banco semillero (Rancho Montara) en el municipio de Tzucacab, Yucatán. Las cuales se pusieron a germinar en la primera semana de agosto del 2009, 2 meses después se seleccionaron aquellas plántulas con altura de 20 cm y se implantaron en parcelas de 20 × 50 m. Fueron 60 individuos por parcela con un diseño de 4 m entre línea de siembra y 2.7 m entre plantas, con dirección este-oeste. Se realizaron deshierbes frecuentes durante el periodo de lluvias para favorecer el establecimiento.

Los tratamientos fueron parcelas en: 1) sucesión temprana (ST), compuestas de vegetación herbácea y arbustiva; 2) sucesión media (SM), de 5 -10 años con vegetación entre los 3 a 8 m de altura; 3) sucesión avanzada (SA), de 20 a 30 años con vegetación entre 10 a 15 m de altura y 4) sin vegetación (SV) plantación en monocultivo de *C. dodecandra* con control permanente de arvenses.

Caracterización de la vegetación. Se caracterizó la vegetación presente en cada estadio sucesional trazando 4 cuadrantes de 20 × 50 m (0.1 ha), se identificaron las especies con diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 4cm, se les midió la altura total, DAP y cobertura. Para el

arbolado con $DAP < 4$ cm se tomaron datos de número de individuos en subparcelas anidadas de 10×10 m. Para la parcela con sucesión temprana sólo se tomaron datos de las especies presentes y su altura, utilizando parcelas de 10×10 m. La composición y estructura se obtuvo a partir de los valores de importancia (IVI) (Zarco-Espinoza et al., 2010):

$$IVI = DeR + DoR + FR$$

donde DeR= densidad relativa, DoR= dominancia relativa, FR= frecuencia relativa.

Variables ambientales. Se midió la radiación fotosintéticamente activa (RFA, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) con un ceptómetro (ACCUPAR LP-80, Decagon, Pullman, USA) a 1 m de altura sobre 30 plantas seleccionadas al azar en cada tratamiento; se realizaron 3 mediciones por día en horarios de 9:00 a 10:00, de 12:00 a 13:00 y de 15:00 a 16:00 h. Se registró la temperatura ($^{\circ}\text{C}$) y la humedad relativa atmosférica (%) con sondas acopladas a un registrador de datos (HOB0u12, Onset, Pocasset, USA) cada 30 minutos durante 24 h por cada tratamiento. Todas las variables ambientales fueron registradas cada 30 días durante 8 meses, agosto de 2010 a marzo de 2011. Los datos fueron agrupados de acuerdo con los 3 periodos presentes en la zona: de lluvias (agosto-octubre), nortes (noviembre-enero) y sequía (marzo-abril).

Crecimiento de plantas de ciricote. A los 9 meses después de iniciado el experimento, en cada tratamiento se seleccionaron al azar 30 plantas de *C. dodecandra* a las cuales se les midió el crecimiento en altura (cm) (del suelo al ápice) y en diámetro basal a 3 cm del suelo. Las mediciones se realizaron en intervalos de 30 días entre cada muestreo, por un periodo de 10 meses (junio 2010 a marzo de 2011) con la intención de abarcar el periodo de lluvias, nortes y sequías.

Área foliar específica (AFE). En septiembre de 2010 se registró el área foliar específica (AFE $\text{cm}^{-2} \text{g}^{-1}$), se colectaron 10 hojas por planta en una muestra al azar de 10 individuos por tratamiento. El área foliar (AF) se registró con un medidor de área foliar en banda (LI 30, LI-COR Lincoln, Nebraska, USA). Las hojas fueron secadas a una temperatura constante de 72°C por 24 h y después se calculó el AFE: área de la hoja (cm^2)/ g de peso seco.

Análisis estadístico. Para la evaluación del crecimiento de las plantas se utilizó un modelo de análisis de varianza (ANOVA) con medidas repetidas, y se aplicó la prueba de homogeneidad de varianzas de Levene (Correa et al., 2006). Se realizaron transformaciones logarítmicas de los datos de altura, diámetro y área foliar específica para lograr la normalidad, y se utilizó la prueba de Tukey para la comparación de medias (Montgomery, 1991).

Para determinar la variación de la RFA, la temperatura y humedad relativa atmosférica en cada tratamiento, se realizaron análisis de varianza de una sola vía con una prueba de Tukey. Se aplicó un análisis de regresión múltiple para determinar la relación entre las variables ambientales y el crecimiento en altura y diámetro basal. Para la temperatura y la humedad se utilizaron los datos registrados de 6 a las 18 h, ya que demostraron ser más informativos al momento de correr el análisis de regresión. Para todos los análisis estadísticos se utilizó el software Statistica Six Sigma, versión 7, Stat Soft, USA.

Resultados

Estructura de la vegetación. En la sucesión temprana (ST) se registraron 19 especies de 9 familias botánicas entre arbustos, herbáceas y plantas juveniles de especies arbóreas con alturas entre 0.9 y 1.5 m. La especie con mayor dominancia por su cobertura fue el pasto *Brachiaria brizantha*, estimada entre 60 y 70%. Las especies con mayor valor de importancia fueron *Neomillspaugia emarginata*, *Gymnopodium floribundum* y *Mimosa bahamensis* (Cuadro 1).

En el estadio sucesional medio (SM) se registraron 13 familias botánicas con 26 especies arbóreas, la altura promedio fue de 5.7 ± 1.2 m. Las especies con mayor valor de importancia fueron: *Gymnopodium floribundum*, *Bourreria pulchra*, *Havardia albicans* y *Mimosa bahamensis* (Cuadro 1). Entre el arbolado joven < 4 cm de DAP se registraron 17 especies, las más abundantes fueron *Gymnopodium floribundum*, *Lysiloma latisiliquum*, *Piscidia piscipula* y *Croton glabellus*.

En la vegetación con estadio sucesional avanzado (SA) se registraron 14 familias con 30 especies arbóreas con diámetros ≥ 4 cm y altura de 8.7 ± 1.8 m. Destacan por su valor de importancia *Caesalpinia gaumeri*, *Lysiloma latisiliquum*, *Bursera simaruba* y *Gymnopodium floribundum* (Cuadro 1). El arbolado joven con diámetros < 4 cm, estuvo compuesto por 23 especies, las más abundantes fueron: *Caesalpinia gaumeri*, *Eugenia* sp. y *Thouinia paucidentata*.

Crecimiento de *C. dodecandra*. A los 19 meses del implante, el mayor crecimiento en altura se registró en las parcelas de SV (173.88 ± 43 cm y 3.6 ± 0.7 cm de diámetro). El mayor crecimiento en diámetro se presentó en el tratamiento de ST (3.3 ± 2 cm y 148.3 ± 49 cm en altura). El tratamiento de SM registró 121.4 ± 47 cm en altura y 1.8 ± 0.5 cm en diámetro, mientras que el tratamiento de SA, 206.3 ± 80 cm de altura y 2.5 ± 0.5 cm de diámetro (Fig. 1).

Temperatura y humedad relativa. Las condiciones ambientales fueron estadísticamente diferentes entre tratamiento en los periodos de lluvia y nortes ($p >$

Cuadro 1. Valor de importancia de las especies encontradas en cada estadio de sucesión

Familia	Especie	Valor de importancia		
		Sucesión temprana	Sucesión media	Sucesión avanzada
Boraginaceae	<i>Bouyeria pulchra</i> Millsp.		35.6	13
Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.			33.8
Ebenaceae	<i>Diospyros cuneata</i> Standl.	12.3		
Euphorbiaceae	<i>Cnidioscolus aconitifolius</i> (Mill.) I.M. Johnston	10		
Fabaceae	<i>Caesalpinia gaumeri</i> Grenm.	14.5	15.9	34.7
Fabaceae	<i>Havardia albicans</i> (Kunth) Britton y Rose		29.8	
Fabaceae	<i>Lonchocarpus rugosus</i> Benth.		21.5	
Fabaceae	<i>Lonchocarpus xuul</i> Lundell			14.9
Fabaceae	<i>Lysiloma latisiliquum</i> (L.) Benth.			34.6
Fabaceae	<i>Mimosa bahamensis</i> Benth.	17.5	27.6	
Fabaceae	<i>Piscidia piscipula</i> (L.) Sarg.		18.9	13.3
Polygonaceae	<i>Coccoloba spicata</i> Lundell	19.1	14.7	18
Polygonaceae	<i>Gymnopodium floribundum</i> Rolfe	21.4	73.7	29.8
Polygonaceae	<i>Neomillspaughia emarginata</i> (Gross) Blake	33.9		
Rubiaceae	<i>Guettarda combsi</i> Urb.		13.7	
Simaroubaceae	<i>Alvaradoa amorphoides</i> Liebm			10.5
Solanaceae	<i>Solanum</i> sp.	19.1		
	Otros	<10	<10	<10

0.01), mientras que durante la sequía no se encontraron diferencias significativas (Fig. 2). La temperaturas más altas se registraron en el tratamiento control sin vegetación (SV) con $35.59 \pm 1.7^\circ \text{C}$ (media \pm error estándar) para el periodo de lluvias y $29.74 \pm 1.5^\circ \text{C}$ para los nortes, y el más bajo fue en el tratamiento de sucesión avanzada (SA) con temperaturas de $26.49 \pm 0.06^\circ \text{C}$ en lluvias y $18.94 \pm 0.9^\circ \text{C}$ en el periodo de nortes ($p > 0.01$). La humedad relativa más alta se presentó en SA con un $90.41 \pm 1.3\%$ en la temporada de lluvias, y en el periodo de secas la humedad no presentó diferencias significativas entre los tratamientos ($p > 0.05$).

Radiación fotosintéticamente activa (RFA). La cantidad de luz fue diferente entre los tratamientos ($p > 0.01$; Fig. 3). Como se esperaba, la mayor radiación incidente se registró durante la estación seca en la parcela control (SV), seguida por el tratamiento ST.

Área foliar específica. Las plantas de los tratamientos SA y SM presentaron mayor área foliar específica que en los tratamientos ST y SV (144.4 ± 5.03 y $149.06 \pm 7.4 \text{ cm}^2$ vs. 106 ± 5.38 y $98.16 \pm 5.38 \text{ cm}^2$, respectivamente ($p < 0.01$; Fig. 4).

Análisis de regresión múltiple. Las variables asociadas con el crecimiento en altura fueron el estado sucesional de vegetación (ESV) y la radiación fotosintéticamente activa (RFA), con valores de R^2 de 85 y 86%, respectivamente ($p < 0.01$). Para el crecimiento en diámetro basal la interacción con la RFA el valor de la R^2 sólo explica el 27% ($p < 0.05$), la temperatura el 29% ($p < 0.05$) y la humedad el 86% ($p <$

0.01). Respecto al AFE, la única variable asociada es la humedad relativa con una R^2 de 86% ($p < 0.05$).

Discusión

Estructura y composición florística. El análisis de vegetación demuestra que la familia Fabaceae es la más representativa en todos los estadios sucesionales de la selva estudiada en Yucatán, y concuerda con lo mencionado por Palacio et al. (2002). En la sucesión temprana, la vegetación está compuesta en su mayor parte por pasto (*Bracharia brizantha*), además de herbáceas y arbustos. Presentó especies que se encuentran en la sucesión media y temprana, lo que indica que existe una dinámica sucesional que permite la incorporación de especies pioneras (*Neomillspaughia emarginata*, *Mimosa bahamensis*, *Coccoloba spicata*) y en menor densidad especies tolerantes a la sombra (*Caesalpinia gaumeri* y *Piscidia piscipula*). Esto puede explicarse con base en el modelo de sucesión por facilitación, el cual propone que las especies pioneras juegan un papel importante en la modificación del hábitat, haciéndolo más adecuado para la incorporación de especies de estadios sucesionales más avanzados (Bush y Van, 1995; Zahawi y Augspurger, 1999; Wright, 2002; Guevara, 2005).

En la sucesión media la composición florística está integrada por *Gymnopodium floribundum*, *Mimosa bahamensis*, *Havardia albicans*, *Acacia gaumeri*, consideradas como especies pioneras, presentando, además,

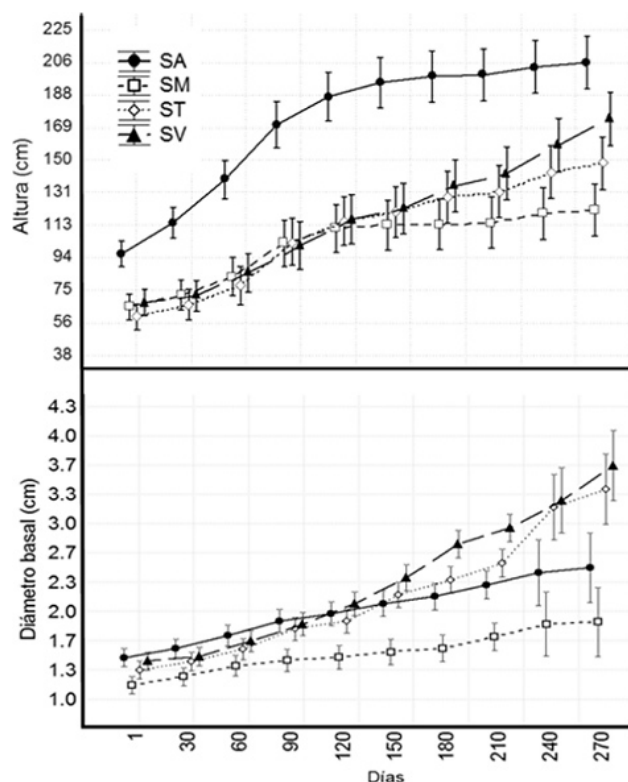


Figura 1. Crecimiento en altura y diámetro de *Cordia dodecandra* (media±error estándar) en diferentes estadios sucesionales de vegetación (ESV). Sin vegetación (SV), sucesión temprana (ST), sucesión media (SM) y sucesión avanzada (SA). Plantas establecidas en septiembre de 2009, mediciones realizadas a partir junio 2010 y hasta marzo 2011 (270 días).

densidades altas de árboles jóvenes con $DAP < 4$ cm. La presencia de hemisciófitas, por ejemplo: *Caesalpinia gaumeri*, *Lysiloma latisiliquum* y *Piscidia piscipula*, en el arbolado joven indica que la vegetación se encuentra en un proceso de desplazamiento de las especies pioneras. Esta dinámica sucesional viene acompañada de múltiples respuestas de las especies que inciden sobre el crecimiento y desarrollo de otros organismos que interactúan con ellas (Fotelli et al., 2001; Wright, 2002; Wacker et al., 2009).

La estructura y composición florística de la vegetación avanzada se encuentra dominada por el estrato arbóreo compuesto por *Caesalpinia gaumeri*, *Lysiloma latisiliquum* y *Bursera simaruba*, especies de sol, pero tolerantes a la sombra (Sánchez et al., 2007). *Gymnopodium floribundum* ocupa el cuarto lugar en valor de importancia, Jiménez et al. (2010) y Mendoza-Arroyo et al. (2011) la consideran como un elemento importante en las primeras etapas de la sucesión secundaria y mencionan que al encontrarse en vegetación avanzada es un indicador de perturbación. La baja diversidad de especies encontradas en la sucesión

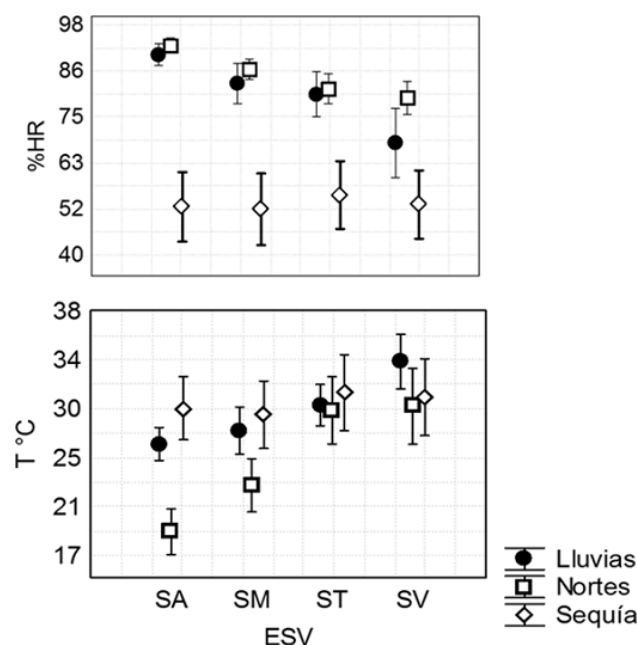


Figura 2. Valores (promedio±error estándar) de temperatura (°C), humedad (%) en 3 periodos estacionales: lluvias (agosto-octubre), nortes (noviembre- enero) y sequía (abril-marzo) por estadio sucesional de vegetación (ESV). Sin vegetación natural (SV), sucesión temprana (ST), sucesión media (SM) y sucesión avanzada (SA).

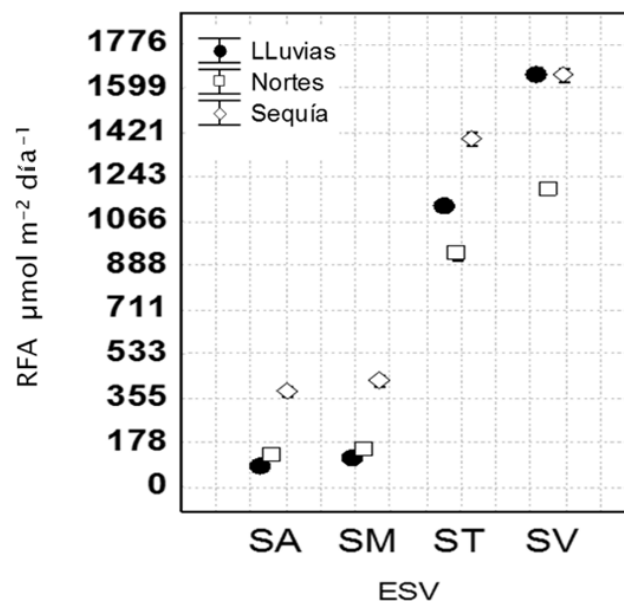


Figura 3. Valores (promedio±error estándar) de RFA $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ en 3 periodos estacionales: lluvias, nortes y sequía por estadio sucesional de vegetación (ESV). Sin vegetación natural (SV), sucesión temprana (ST), sucesión media (SM) y sucesión avanzada (SA).

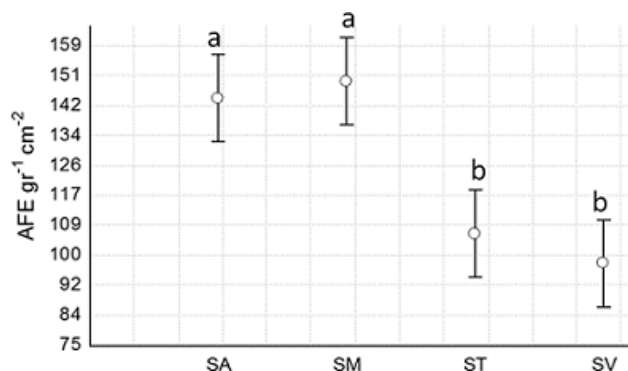


Figura 4. Área foliar específica (AFE gr cm⁻²) (media±error estándar) en diferentes estadios sucesionales de vegetación (ESV). Sin vegetación natural (SV), sucesión temprana (ST), sucesión media (SM) y sucesión avanzada (SA), datos obtenidos en septiembre de 2010.

avanzada del área de estudio sugieren que en los estadios sucesionales más avanzados se ha dado un manejo selectivo de especies, debido a las prácticas agrícolas tradicionales de la zona (Toledo et al., 2008).

Condiciones ambientales. En los estadios avanzado (SA) y medio (SM), a pesar de las diferencias en estructura y composición de especies, la cantidad de radiación fotosintética que llega al sotobosque es similar. En la sucesión temprana, debido a la ausencia del estrato arbóreo, la RFA aumentó considerablemente. Los diferentes niveles de RFA, debido a la diferencia en cobertura en los estadios sucesionales ayuda a explicar las diferencias en composición y densidad de especies (Martínez-Ramos y García-Orth, 2007; Sánchez et al., 2007).

Las diferencias encontradas en la temperatura y humedad entre los estadios sucesionales demuestran la importancia de la vegetación en la generación de microambientes, sobre todo, en la conservación del agua atmosférica en el sistema (Joffre y Rambal, 1993; Rincón y Huante, 1993; Gamon et al., 1995; Wirth, 2001; Ceccon et al., 2006). Sun et al. (2008) mencionan que la estructura y la composición de la vegetación se encuentran estrechamente relacionadas con las características ambientales que regulan la evapotranspiración y la disponibilidad de agua para las plantas. La altura del estrato arbóreo crea un gradiente que ayuda a conservar la humedad en el ambiente y mantiene la temperatura más baja a diferencia de la sucesión media en donde el estrato arbóreo es más bajo. En la sucesión temprana (ST) las características de la vegetación permiten que la radiación solar llegue directamente hacia el nivel del suelo, traduciéndose en temperaturas más altas y reducción en la humedad ambiental (Davies-Colley et al., 2000). A pesar de los microambientes más estresantes para las

plantas de los sitios de sucesión temprana, en contraste con los de sitios de sucesión más avanzada (Pausas y Austin, 2001), son los sitios utilizados más comúnmente en procesos de reforestación y restauración en los que se utilizan especies locales (Shankar et al., 2009).

***Cordia dodecandra*-crecimiento.** El crecimiento en altura y diámetro de *C. dodecandra* establecidos en diferentes estadios sucesionales registró diferencias atribuibles a la interacción con la vegetación y sus condiciones ambientales prevalecientes. La plantación de *C. dodecandra* en la parcela sin vegetación natural (SV) con estricto control de arvenses presentó un crecimiento en altura y diámetro basal (173.8 ± 7.8 cm y 3.7 ± 0.20 cm, respectivamente) en plantas de 19 meses de edad mayores a los obtenidos por Reuter et al. (2008). Ellos documentaron que para plantas de ciricote de 21 meses se alcanzaron alturas de 80 cm en promedio y 1.64 cm de diámetro, en parcelas experimentales establecidas al norte de Yucatán con diferentes niveles de irrigación. En la zona norte de Veracruz, Montero (2009) obtuvo plantas con una altura promedio de 87.61 cm en 11 meses bajo condiciones de monocultivo. Rodríguez et al. (2009) registró alturas de 102 cm y diámetros de 2.8 cm en plantas de 2 años de edad en plantaciones mixtas con otras especies forestales.

Las plantas de *C. dodecandra* se establecieron sin problemas en el tratamiento de sucesión temprana (ST), aun con la dominancia del pasto *Bracharia brizantha*. Dañobeytia et al. (2007) encontraron que *C. pentandra*, *Schizolobium parahyba* y *Swietenia macrophylla* pueden establecerse en pastizales abandonados. De manera similar *C. dodecandra* ha demostrado ser una especie tolerante a las condiciones presentes en la sucesión temprana. Mendoza, et al. (1995) determinaron que en condiciones naturales los individuos juveniles de esta especie sólo se encuentran en los claros de las selvas bajas y medianas caducifolias, lo que sugiere que es una planta de sol, poco tolerante a la sombra.

Las especies leñosas pueden presentar múltiples adaptaciones en respuesta al estrés ambiental. Por ejemplo, el AFE se reduce como una estrategia de la planta para reducir la pérdida de agua por transpiración cuando la humedad atmosférica es baja (Milla et al., 2007; Xu et al., 2009). Además, el aumento en la humedad relativa asociada con la reducción en RFA y temperatura en el estadio en sucesión avanzada (SA) favorece el mayor crecimiento de *C. dodecandra*. Similarmente, microambientes con menor RFA y mayor humedad relativa también favorecen el crecimiento de diversas plántulas de árboles tropicales (Ekta y Singh, 2001) y de especies de clima templado como las del género *Eucalyptus* (Guarnaschelli et al., 2009). La intercepción de luz por el estrato arbóreo, estimula a las plantas a producir hojas con mayor área foliar que

permiten interceptar más luz, aumentar la tasa fotosintética y a su vez, aumentar la tasa de crecimiento (Lambers et al., 2008).

En este estudio, los datos sugieren que los sitios en sucesión temprana son los más adecuados para el crecimiento y desarrollo de *C. dodecandra*. Sin embargo, para fines de producción, es necesario hacer análisis de volumen y densidad de madera en un periodo de tiempo mayor. Existe una relación inversamente proporcional entre la incidencia de luz y el área foliar específica, y una relación directamente proporcional entre la humedad relativa y el área foliar específica. Debido a su plasticidad en la tolerancia a diversos factores ambientales, *C. dodecandra* puede utilizarse en programas de enriquecimiento de la vegetación avanzada y en la reforestación y restauración de áreas con sucesión temprana.

Literatura citada

- Bautista, F., D. Palacio-López y W. Huchin-Malta. 2005. Actualización de la clasificación de suelos del estado de Yucatán. In Caracterización y manejo de suelos de la península de Yucatán, F. Bautista y A. Palacios (eds.). Ed. Instituto Nacional de Ecología. p. 105-202.
- Benjamín, T., P. Montañez, J. Jiménez y A. Gillespie. 2001. Carbon, water and nutrients flux in Maya homegardens in the Yucatán peninsula of Mexico. *Agroforestry Systems* 53:103-111.
- Bush, J. K. y O. W. Van. 1995. Interactions between seedlings of an early and late successional woody species. *The Southwestern Naturalist* 40:379-387.
- Cecon, E., P. Huante y E. Rincon. 2006. Abiotic factors influencing tropical dry forest regeneration. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49:305-312.
- Chapin, F. S., J. Bloom, B. Field y R. Waring. 1987. Plant responses to multiples factors, physiological ecology provides tools studying how interacting environmental resources control plant growth. *BioScience* 37:49-59.
- Close, D., K. Ruthrof, S. Turner, D. Rokich y K. Dixon. 2009. Ecophysiology of species with distinct leaf morphologies: effects of plastic and shade cloth tree guards. *Restoration Ecology* 17:33-41.
- Correa, J. C., R. Iral y L. Rojas. 2006. Estudio de potencia de pruebas de homogeneidad de varianza. *Revista Colombiana de Estadística* 29:57-76.
- Cruz-Rodríguez, J. A. y L. López-Mata. 2010. Cambios ontogénicos en la morfología de plántulas de *Manikara zapota*: análisis de sus implicaciones ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81:81-86.
- Dahdouh-Guebas, F., J. G. Kairo, L. P. Jayatissa, S. Cannicci y N. Koed. 2002. An ordination study to view vegetation structure dynamics in disturbed and undisturbed mangrove forest in Kenya and Sri Lanka. *Plant Ecology* 162:123-135.
- Dañobeytia, F., S. Levy, H. Perales, N. Ramírez, D. Douterlungne y S. López. 2007. Establecimiento de seis especies nativas en un pastizal degradado en la selva lacandona, Chiapas, México. *Ecología Aplicada* 6:1-8.
- Davies-Colley, R., G. W. Payne y M. Van Elsland. 2000. Microclimate gradients across a forest edge. *New Zealand Ecological Society* 24:111-121.
- Duch, J. 1991. Fisiografía del estado de Yucatán, su relación con la agricultura. Universidad Autónoma de Chapingo, Chapingo. p. 121-122.
- Ekinci, H. 2006. Effect of forest fire on some physical, chemical and biological properties soil in Canakkale, Turkey. *International Journal of Agriculture and Biology* 1:102-106.
- Ekta, K. y J. S. Singh. 2001. Ecology of tree seed and seedlings: Implications for tropical forest conservation and restoration. *Current Science* 80:748-757.
- Fotelli, M., A. Gebler, A. Peuke y H. Rennenberg. 2001. Drought affects the competitive interactions between *Fagus sylvatica* seedlings and an early successional species, *Rubus fruticosus*: responses of growth, water status and δ^{13} composition. *New Phytologist* 151:427-435.
- Forster, R., H. Albrecht, M. Belisle, A. Caballero, H. Galletti, O. Lacayo, S. Ortiz y D. Robinson. 2002. Comunidades forestales y mercadeo de maderas tropicales poco utilizadas de Mesoamérica. *Ducere*, S. A. México, D. F. p. 65.
- Gamon, J. A., C. B. Field, M. L. Goualden, K. L. Griffin, G. Hartley, A. E. Joel, J. Peñuelas y R. Valentini. 1995. Relationships between NDVI, canopy structure, and photosynthesis in three Californian vegetation types. *Ecological Applications* 5:28-41.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Cuarta edición. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 9-20.
- Gehlhausen, S., M. W. Schwartz y C. K. Augspurger. 2000. Vegetation and microclimatic edge effects in two mixed-mesophytic forest fragments. *Plant Ecology* 147:21-35.
- Griscom, H., P. Ashton y G. Berlin. 2005. Seedlings survival and growth of native tree species in pastures: implications for dry tropical forest rehabilitation in central Panama. *Forest Ecology and Management* 218:396-318.
- Guarnaschelli, A., A. Mantese y A. Battaglia. 2009. Cambios anatómicos y morfológicos en plántulas de *Eucalyptus* sp. en respuesta a diferentes niveles de luz. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 44:273-285.
- Guevara, S., J. Laborde, y G. Sánchez-Ríos. 2005. Los árboles que la selva dejó atrás. INCI 30:595-601. http://www.scielo.org.ve/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S03781844200501000004&lng=es&nrm=iso ISSN 0378-1844; última consulta: 25.VI.2012.
- Hau, B. y R. Corlett. 2003. Factors affecting the early survival and growth of native tree seedlings planted on a degraded Hillside Grassland in Hong Kong, China. *Restoration Ecology* 11:483-488.
- Harold, W. y J. R. Hocker. 1984. Introducción a la biología forestal. AGT. Editor. Mexico, D. F. p. 179-226.
- Jaramillo-Robledo, A. 2005. La redistribución de la radiación

- solar y la lluvia dentro de las plantaciones de café (*Coffea arabica* L.). Revista Académica Colombiana de Ciencia 29:371-382.
- Jiménez, J., R. Durán, J. Dupuy y J. González-Iturbe. 2010. Uso del suelo y vegetación secundaria. In Biodiversidad y desarrollo humano en Yucatán, R. Durán y M. Méndez (eds.). CICY, PPD-FMAM, Conabio, Seduma, Mérida. p. 460-464.
- Joffre, R. y S. Rambal. 1993. How tree cover influences the water balance of mediterranean rangelands. Ecological Society of America 74:570-582.
- Khurana, E. y J. S. Sing. 2001. Ecology of tree seed and seedlings: implications for tropical forest conservation and restoration. Current Science. 80:748-757.
- Khumbongmayum, A. D., M. L. Khany y R. S. Tripathi. 2005. Survival and growth of seedlings of a few tree species in the four sacred groves of Manipur, Northeast India. Current Science 88:1781-1788.
- Lambers, H., F. S. Chapin III y T. L. Pons. 2008. Plant physiological ecology. Springer, New York. 610 p.
- Lavender, D. P. 1984. Plant physiology and nursery environment: interactions affecting seedling growth. In Duryea, L. Mary y Thomas D. Landis (eds.). Forest nursery manual: production of bare root seedlings. Research Laboratory, Oregon State University. Corvallis. 133-141 p.
- López-Torres, J. L. y J. C. Tamarit-Urias. 2005. Crecimiento e incremento en diámetro de *Lysiloma latisiliquum* (L.) Benth. En bosques secundarios en Escárcega, Campeche, México. Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente 9:117-123.
- Lozada, J., J. Moreno y R. Suescun. 2003. Plantaciones en fajas de enriquecimiento. Experiencias en 4 unidades de manejo forestal de la Guayana Venezolana. Interciencia 28:568-575.
- Martínez-Ramos, M. y X. García-Orth. 2007. Sucesión Ecológica y restauración de las selvas húmedas. Boletín de la Sociedad Botánica de México 80:69-84.
- Maxwell, K., J. Marrison, R. Leech, H. Griffiths y P. Horton. 1999. Chloroplast acclimation in leaves of *Guzmania monostachi* in response to high light. Plant Physiology 121:89-95.
- Mendoza, P., E. García, J. Aguirre y E. Hernández. 1995. Regeneración natural de especies arbóreas en una selva mediana subperennifolia perturbada por extracción forestal. Acta Botánica Mexicana 32:11-23.
- Mendoza-Arroyo, G., A. Navarro-Martínez, S. Ochoa-Ganoa y H. Wal. 2011. Arquitectura arbórea y desarrollo del bosque de *Guaiacum sanctum* L. en Balam-Kin, Campeche, México. Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente 17:215-224.
- Milla, R., P. B. Reich, Ü. Niinemets y P. Castro-Diez. 2007. Environmental and developmental controls on specific leaf area are little modified by leaf allometry. Functional Ecology 22:265-276.
- Montgomery, D. C. 1991. Design and analysis of experiments. 3a. ed. John Wiley and Sons (WIE). USA. 668 p.
- Montgomery, R. A. y R. L. Chazdon. 2002. Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. Oecologia 131:165-174.
- Montero, F. M. 2009. Crecimiento inicial de especies arbóreas multipropósito en un terreno ganadero del norte de Veracruz. Tesis de maestría, Colegio de Posgraduados. Montecillo- Texcoco. 61 p.
- Moreno, F. 1998. Crecimiento en plántulas de Sajo (*Campnosperma panamensis*) y Cuangare (*Otoba gracilipes*) bajo diferentes ambientes lumínicos. Crónica forestal y del medio ambiente 13:71-88.
- Moreno-Casasola, P. y K. Paradowska. 2009. Especies útiles de la selva baja caducifolia en las dunas costeras del centro de Veracruz. Madera y Bosques 15:21-44.
- Palacio, A. G., R. Noriega y P. Zamora. 2002. Caracterización físico-geográfico del paisaje conocido como bajos inundables. El caso del Área Natural Protegida Balamkin, Campeche. Investigaciones Geográficas 49:57-73.
- Pausas, J. y M. Austin. 2001. Patters of plants species richness in relation to different environments: An appraisal. Journal of Vegetation Science 12:153-166.
- Pennington, T. y J. Sarukhán. 2005. Árboles tropicales de México, Manual para la identificación de las principales especies. Tercera edición. Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo de Cultura Económica, México, D. F. 523 p.
- Puntieri, J. 2005. Variaciones intra-específicas en el crecimiento primario de *Nothofagus dombeiy* (Nothofagaceae). Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 40:181-192.
- Rao, P. B., A. Kaur y A. Tewary. 2008. Drought resistance in seedlings of five important tree species in Tari region of Uttarakhand. Tropical Ecology 49:43-52.
- Reuter, M., H. Tiessen, J. J. Jiménez-Osornio, J. Pohlan y P. L. G. Vlek. 2008. Establishment of *Cordia dodecandra* A.DC. with *Bixa orellana* L. on calcareous soils in Yucatán, Mexico. Advances in Agroforestry 4:195.
- Rincon, E. y P. Huante. 1993. Growth responses of tropical deciduous tree seedlings to contrasting light conditions. Trees 7:202-207.
- Rodríguez, G., J. Dorantes y E. Aquino. 2009. Ensayo de especies en la zona cálida del centro del estado de Veracruz, México. Foresta Veracruzana 1:19-24.
- Romo, M. 2005. Efecto de la luz en el crecimiento de plántulas de *Dipteryx micrantha* Harms "Shihuahuaco" transplantadas a sotobosque, claros y plantaciones. Ecología Aplicada 4:1-8.
- Sánchez, O., G. Islebe y M. Hernández. 2007. Flora arbórea y caracterización de gremios ecológicos en distintos estadios sucesionales de la selva mediana de Quintana Roo. Foresta Veracruzana 9:17-26.
- Shankar, T. R., D. Mudappa y V. Kapoor. 2009. Restoring rainforest fragments: survival of mixed-native species seedlings under contrasting site conditions in the Western Ghats, India. Restoration Ecology 17:137-147.
- Sherman, R., P. Martin y J. Timothy. 2005. Vegetation-environmental relationships in forest ecosystems of the Cordillera Central, Dominican Republic. Journal of the Torrey Botanical Society 132:293-310.

- Souza, R. P. y I. F. Valio. 2003. Seedling growth of en Brazilian tropical tree species differing in sucesional status. *Revista Brasileira de Botânica* 26:35-47.
- Sun, G., G. Zuo, Liu S., M. Liu, S. McNulty y J. M. Vose. 2008. Watershed evapotranspiration increased due to changes in vegetation composition and structure under a subtropical climate. *Journal of the American Water Resources Association* 44:1164-1175.
- Toledo, V., N. Barrera-Bassols, E. García-Frapolli y P. Alarcón-Chaires. 2008. Uso múltiple y biodiversidad entre los mayas yucatecos (México). *INCI* 33:345-352. <http://www.scielo.org.ve/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0378-18442008000500007&lng=es&nrm=iso>. ISSN 0378-1844; última consulta: 12.XII.2011.
- Wacker, L., O. Baudois, S. Eichemberger-Glinz y B. Schmid. 2009. Effects of plant species richness on stand structure and productivity. *Journal of Plant Ecology* 2:95-106.
- Wirth, R., B. Weber y R. J. Ryel. 2001. Spatial and temporal variability of canopy structure in a tropical moist forest. *Acta Oecológica* 22:1-10.
- Wright, S. J. 2002. Plant diversity in tropical forest: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130:1-14.
- Xu, F., G. Guo, W. H. Xu, Y. Wei y R. Wang. 2009. Leaf morphology correlates with water and light availability: what consequences for simple and compound leaves? *Progress in Natural Science* 19:1798-1798.
- Zahawi, R. A. y C. K. Augspurger. 1999. Early plant succession in abandoned pastures in Ecuador. *Biotropica* 31:540-552.
- Zamora, P., J. Flores y R. Ruenes. 2009. Flora útil y su manejo en el cono sur del estado de Yucatán, México. *Polibotánica* 28:227-250.
- Zarco-Espinoza, V. M., J. L. Valdez-Hernández, G. Ángeles-Pérez y O. Castillo-Acosta. 2010. Estructura y diversidad de la vegetación arbórea del Parque Estatal Agua Blanca. Macuspuna, Tabasco. *Universidad y Ciencia* 26:1-17.
- Zheng, D., J. Chen, B. Song, M. Xu, S. P. Phil y R. Jensen. 2000. Effects of silvicultural treatments on summer forest microclimate in southeastern Missouri Ozarks. *Climate Research* 15:45-59.



Los rompimientos cromosómicos y translocaciones modelan el cariotipo trimodal de una población hexaploide de *Milla biflora* (Asparagaceae) de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, Distrito Federal, México

Chromosome breaks and translocations mold the trimodal karyotype of a hexaploid population of *Milla biflora* (Asparagaceae) from Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, Distrito Federal, Mexico

Fernando Tapia-Pastrana✉

Laboratorio de Genecología, División de Estudios de Posgrado e Investigación, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México, Batalla 5 de mayo s/n. Col. Ejército de Oriente, 09230 México, D. F., México.

✉ pasfer@unam.mx

Resumen. Se empleó una muestra de 30 individuos de una población de *Milla biflora* de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, en México, D. F., para analizar la arquitectura y comportamiento de los cromosomas mitóticos en células de meristemas radiculares. Se empleó una metodología de extendido en superficie y secado al aire (splash) que confirmó un número cromosómico $2n=6x=42$ ($x=7$), permitió determinar la fórmula cariotípica de $6m+24sm+12st$, la obtención de la longitud cromosómica total haploide ($106.92\ \mu m$), la talla cromosómica promedio ($5.09\ \mu m$) y el rango cromosómico ($2.54-9.07\ \mu m$). El índice de asimetría ($TF\%=32.45$) corresponde a un cariotipo asimétrico, mismo que exhibe 3 tipos de cromosomas diferenciados por su talla y forma (trimodal). Las regiones NOR fueron asociadas a cromosomas *st* portadores de constricción secundaria y satélite. La presencia de rompimientos, fragmentos cromosómicos y heterocromosomas evidencian un mecanismo activo de rearrreglos cromosómicos que moldean el cariotipo de *Milla biflora* y juegan un papel importante en la evolución de la especie. Su naturaleza autohexaploide se discute en función de la presencia de subgrupos cromosómicos, la ausencia de dominancia nucleolar y el papel de la redundancia génica.

Palabras clave: autohexaploide, cromosomas NOR, heterocromosomas, rearrreglos cromosómicos.

Abstract. Thirty individuals from one population of *Milla biflora* from Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, Distrito Federal, Mexico were sampled to analyze the architecture and behavior of mitotic chromosomes in meristematic root cells. The use of the splash technique allowed the corroboration of the chromosome number $2n=6x=42$ ($x=7$), and to propose the karyotype formula ($6m+24sm+12st$), to obtain the total haploid chromosome length ($106.92\ \mu m$) mean chromosome size ($5.09\ \mu m$) and chromosomal length range ($2.54-9.07\ \mu m$). The asymmetry index ($TF\%=32.45$) correspond to asymmetric karyotype exhibiting 3 differentiated chromosomal types by their shape and size (trimodal). The NOR regions were associated to *st* chromosomes bearing a secondary constriction and satellite. Chromosome fragments and heterochromosomes show an active mechanism of chromosomal rearrangements that mold the karyotype of *M. biflora* and play an important role in the evolution of the species. Its autohexaploide origin is discussed in function of the presence of chromosome subgroups, absence of nucleolar dominance and the role of gene redundancy.

Key words: autohexaploid, NOR chromosomes, heterochromosomes, chromosomal rearrangements.

Introducción

Milla Cav. es un género americano cormoso alguna vez ubicado dentro de las familias Liliaceae (Cronquist, 1981), Alliaceae (Dahlgren et al., 1985) o Themidaceae (Fay y Chase, 1996; Pires y Sytsma, 2002). Actualmente está situado en Asparagaceae, dentro del clado *Milla*

de la subfamilia Brodiaeoidae Traub (APG III, 2009). El clado *Milla* incluye a los géneros *Bessera*, *Dandya*, *Jaimehintonia*, *Milla* y *Petronymphe* (Moore, 1953; Pires y Sytsma, 2002). El género *Milla* se distribuye desde el sur de Estados Unidos hasta América Central (Espejo-Serna y López-Ferrari, 2003) y agrupa 10 especies, todas representadas en México y con excepción de *M. biflora*, todos son taxa endémicos del país (Moore, 1953; Lenz, 1971; Howard, 1999; Pires et al., 2001).

Recibido: 29 junio 2013; aceptado: 15 noviembre 2013



Milla biflora Cavanilles, conocida también como estrellita, estrella mexicana, Mexican star, azúcar de campo, guije-cana, flor de San Juan, flor de mayo, eshi-pi-sua, San Nicolás, es una hierba criptofita (geófito) y hermafrodita, localmente abundante en el suroeste de Estados Unidos, Arizona y Nuevo México, y con poblaciones que se extienden hasta Guatemala. En México se localiza en la mayoría de los estados del norte y centro del país en elevaciones medias desde 1 200 a 2 200 m snm y, en ocasiones, hasta 2 700 m snm en áreas montañosas asociadas a pastizales desérticos y chaparral. Posee flores blancas brillantes, actinomorfas, aromáticas, en forma de estrella y hojas lineares delgadas. El pedículo floral puede alcanzar hasta 60 cm de altura, con flores de 6 cm de ancho. *M. biflora* puede producir hasta 6 flores por cormo en especímenes excepcionales, aunque usualmente son sólo 2 flores que abren en secuencia. Dependiendo de las lluvias y probablemente de otros factores florece de junio a septiembre. El fruto es una cápsula con 3 ángulos. Los cormos son superficiales o poco profundos y crecen en áreas rocosas con buen drenaje y en pleno sol. Encuentra usos en la medicina tradicional, pues con la flor se prepara un té para calmar la tos y también se le usa como ornato (Martínez, 1979; Rojo y Rodríguez, 2002; Espejo-Serna y López-Ferrari, 2003; McNeal, 2003).

En la literatura especializada no se encuentra información detallada sobre la arquitectura cromosómica en especies del género *Milla* y sólo se registran recuentos cromosómicos donde sobresalen algunas especies con números diploides variables como *M. mexicana* con $2n=16$ y 54 , y *M. potosina* con $2n=18$, 32 y 42 , en tanto, que otras exhiben un solo número diploide como es el caso de *M. oaxacana*, $2n=16$ y *M. rosea*, $2n=20$ (Howard, 2001). En relación con *M. biflora* se han registrado recuentos, tales como $2n=14$, 28 y 42 , que corresponden a una serie poliploide con número base $x=7$, con diploides, tetraploides y hexaploides. En otros 2 recuentos se ha observado un $2n=16$ y 48 (Lenz, 1971).

En la presente investigación se realizó un análisis citogenético empleando una metodología de extendido y secado al aire del tejido meristemático para estudiar y describir el cariotipo, establecer la fórmula cariotípica y otras características cuantitativas del complemento cromosómico de una muestra de individuos de *M. biflora* de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA) en México, D. F. y, de esta manera, obtener datos citológicos fundamentales del sistema genético de esta especie, la cual presenta la mayor distribución geográfica dentro del género y es común en dicha reserva.

Materiales y métodos

Los frutos de *M. biflora* se recolectaron durante los meses de octubre de 2007 y 2008 en un área de amortiguamiento; A5, Paseo de las Esculturas, de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA) de Ciudad Universitaria, en el sur de la cuenca del valle de México; entre $19^{\circ}20'2''$ y $19^{\circ}13'45''$ N, $99^{\circ}08'26''$ y $99^{\circ}14'3''$ O; 2 250 a 2 350 m snm. Semillas seleccionadas al azar provenientes de al menos 30 individuos fueron puestas a germinar a temperatura ambiente y en luz natural en cajas de Petri con algodón humedecido con agua destilada. Las raíces de 2-4 mm de largo fueron cortadas y pretratadas en 8-hidroxiquinoleína 0.002 M durante 5 h a temperatura ambiente y en oscuridad. Posteriormente, fueron fijadas en solución Farmer; etanol-ácido acético, 3:1. Para la obtención de los cromosomas en metafase se siguió el método de secado al aire propuesto por Tapia-Pastrana y Mercado-Ruaro (2001), el cual se basa en la maceración enzimática (pectinasa 20%+celulasa 2%) de los meristemos apicales durante 2 h a 37°C , seguido de la transferencia de los protoplastos a una solución fresca de KCl 0.075 M durante 15-20 minutos a 37°C . Posteriormente, se realizaron 2 lavados con la misma solución y el botón celular fue fijado en solución Farmer. Dos gotas del botón celular se colocaron sobre portaobjetos limpios y la tinción de los cromosomas se realizó con Giemsa al 10%. Las preparaciones se hicieron permanentes empleando Entellán Nuevo (Merck) o resina sintética (Sigma) como medios de montaje. Los mejores campos fueron fotografiados con un microscopio óptico Zeiss Axioscop, usando película Kodak Technical Pan.

Se utilizó un vernier digital (Mitutoyo Digimatic Caliber CD-G''BS) para establecer las tallas cromosómicas y otras medidas morfométricas sobre 5 fotografías de placas en metafase típica con similar grado de condensación y amplificadas con la misma magnificación. Para la obtención de la fórmula cariotípica y nomenclatura, se aplicó el sistema propuesto por Levan et al. (1964). La proporción de brazos, r , se obtuvo mediante el cociente q/p , valor que muestra la relación del brazo largo entre el brazo corto de los cromosomas individuales. La proporción de la suma total de longitudes de brazos cortos respecto a la suma total de longitudes cromosómicas como indicador de simetría o asimetría de un cariotipo (TF%) se realizó según Sinha y Roy (1979).

Resultados

Se observaron un total de 223 células en metafase, de las cuales 208 exhibieron un $2n=6x=42$ (Fig. 1); 4 mostraron un $2n=41$ (Fig. 2); en 4 células se observó un

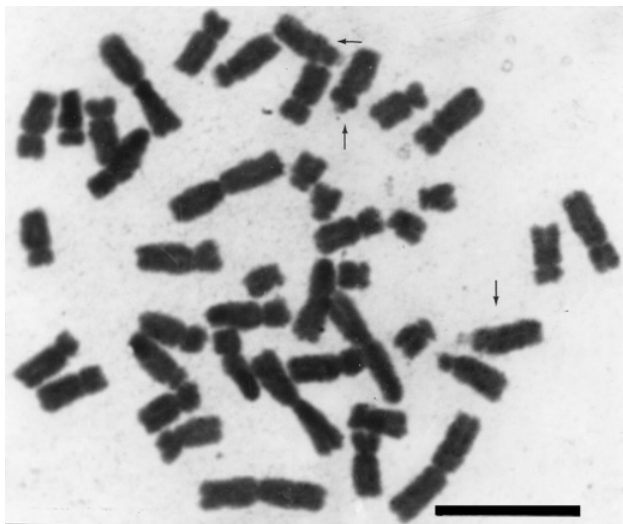


Figura 1. Complemento cromosómico hexaploide $2n=6x=42$ de *M. biflora*. Las flechas señalan cromosomas con constricciones secundarias y satélites. Barra= 10 μm .

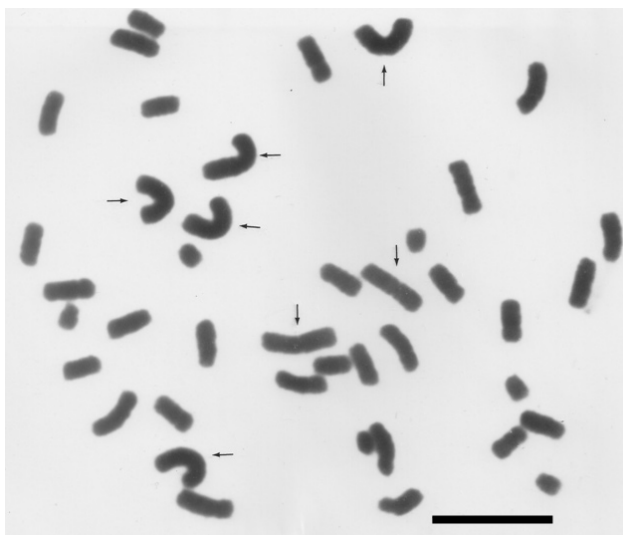


Figura 2. Metafase mitótica de *M. biflora* $2n=41$. Las flechas señalan 7 cromosomas metacéntricos grandes. Barra= 10 μm .

$2n=43$ (Fig. 3) y en 7 células se apreciaron 1 o 2 fragmentos cromosómicos de diversos tamaños (Fig. 4). La fórmula cariotípica obtenida fue $6\text{ m}+24\text{ sm}+12\text{ st}$ (Fig. 5A, B; Cuadro 1). La longitud cromosómica total haploide media (LCTH) fue $106.92\pm5.87\text{ }\mu\text{m}$ y el tamaño cromosómico promedio se estableció como $5.09\pm0.55\text{ }\mu\text{m}$, con un rango (diferencia de longitudes entre los cromosomas mayor y menor) de $6.53\text{ }\mu\text{m}$. El índice de asimetría ($\text{TF}\%=32.45$) señala un complemento cromosómico asimétrico. El

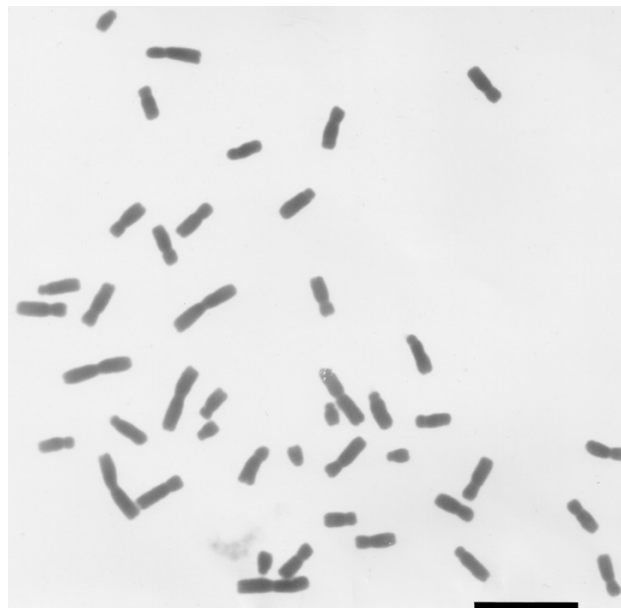


Figura 3. Metafase mitótica de *M. biflora* $2n=43$. Barra= 10 μm .

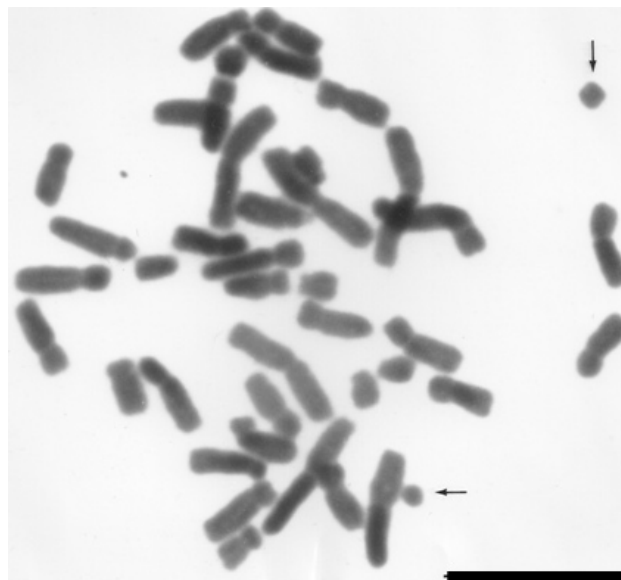


Figura 4. Metafase mitótica de *M. biflora* donde resaltan 2 fragmentos de diferente tamaño (flechas). Barra= 10 μm .

complemento cromosómico de *M. biflora* es claramente trimodal. En su cariotipo resaltan 3 pares de cromosomas metacéntricos (m) notoriamente grandes (ca. $9\text{ }\mu\text{m}$) y 3 pares de cromosomas comparativamente más pequeños con centrómero desplazado (sm) de entre 2 y 3 μm (Cuadro 1). Un grupo intermedio está conformado por

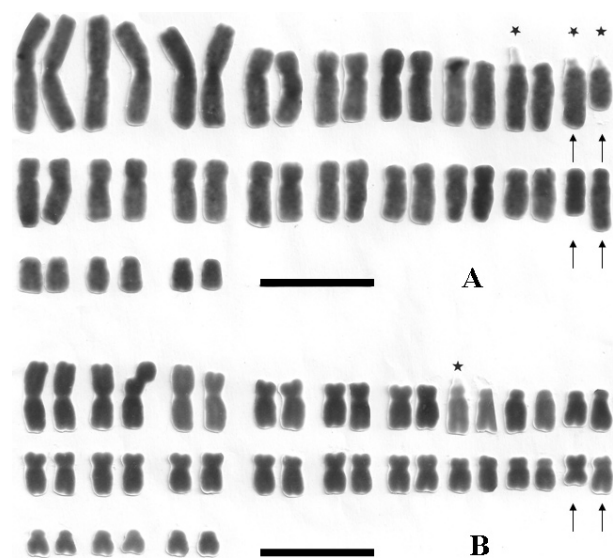


Figura 5. A, B, cariotipos de *M. biflora* ($2n= 6x= 42$). Los cromosomas se muestran alineados por el centrómero y en orden decreciente de tamaño. En B, se aprecia un rompimiento en un cromosoma metacéntrico grande. Las flechas señalan heterocromosomas.* Cromosomas con satélite. Escala= 10 μ m.

Cuadro 1. Medidas cromosómicas promedio en *Milla biflora* obtenidas de 6 células en metafase mitótica. Abreviaturas: PC= par cromosómico; LC= longitud cromosómica en μ m; LBL= longitud brazo largo en μ m; LBC= longitud brazo corto en μ m; r= proporción del brazo largo (q) entre el brazo corto (p) de los cromosomas; N= Nomenclatura; *= cromosoma con constricción secundaria y satélites; m= metacéntrico; sm= submetacéntrico; st= subtelocéntrico

PC	LC	LBL(q)	LBC(p)	R	N
1	9.07	4.76	4.30	1.10	m
2	8.63	4.57	4.11	1.11	m
3	8.26	4.40	3.85	1.14	m
4	6.06	4.16	1.90	2.18	sm
5	5.71	3.89	1.82	2.13	sm
6	5.58	4.52	1.04	4.34	st*
7	5.50	3.71	1.79	2.07	sm
8	5.19	3.61	1.66	2.17	sm
9	5.03	4.08	0.93	4.32	st
10	4.98	3.36	1.63	2.06	sm
11	4.87	3.34	1.53	2.18	sm
12	4.77	3.19	1.59	2.00	sm
13	4.72	3.85	0.86	4.47	st*
14	4.57	3.15	1.43	2.20	sm
15	4.36	3.06	1.35	2.26	sm
16	4.12	3.25	0.86	3.77	st
17	3.85	2.96	0.89	3.32	st
18	3.50	2.75	0.74	3.71	st*
19	2.94	2.07	0.89	2.32	sm
20	2.67	1.87	0.80	2.33	sm
21	2.54	1.79	0.73	2.45	sm

cromosomas submetacéntricos (sm) y subtelocéntricos (st) con tallas de entre 3.5-6.0 μ m (Figs. 5A, B, 6). Asimismo y sin ambigüedad, fue posible reconocer la presencia de una a 6 constricciones secundarias asociadas a satélites de diferentes tamaños, todas situadas en los brazos cortos de cromosomas st (Fig. 7). Las células en prometafase exhibieron un número máximo de 2 nucleolos de apariencia grande, cada uno asociado exclusivamente con un cromosoma st, cuya constricción secundaria y satélite se encontraron adyacentes, e incluso inmersos en la matriz nucleolar (Fig. 8).

Por otra parte, se identificaron con claridad sitios de rompimientos en cromosomas de diferentes tamaños

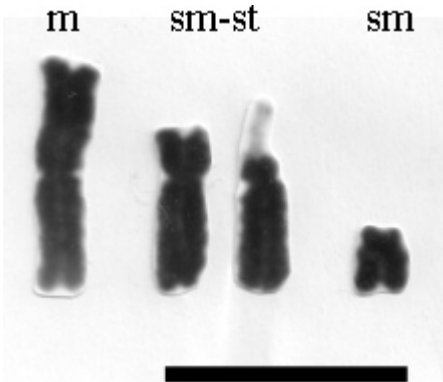


Figura 6. Tipos cromosómicos en el complemento trimodal de *M. biflora*. m= metacéntricos grandes; sm-st^{sat}= submetacéntricos y subtelocéntricos medianos; sm= chicos. sat= portadores de satélites. Escala= 10 μ m.

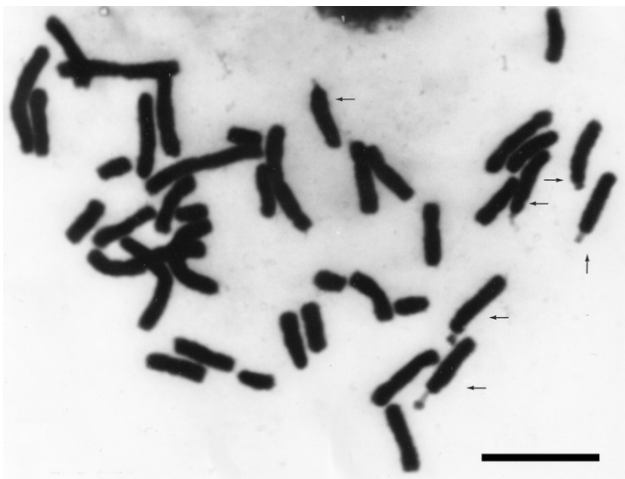


Figura 7. Metafase mitótica de *M. biflora* ($2n= 6x= 42$). Las flechas señalan a 6 cromosomas subtelocéntricos que portan constricciones secundarias y satélites de diversos tamaños. Escala= 10 μ m.

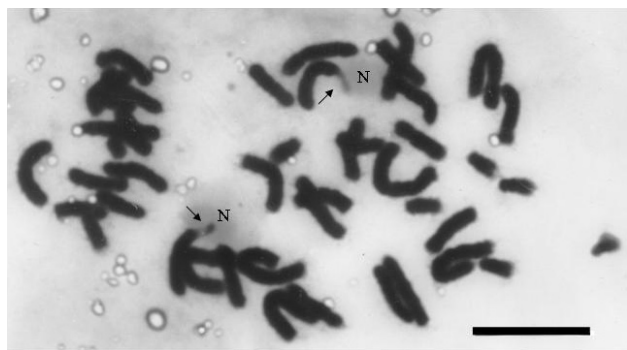


Figura 8. Prometáfase mitótica de *M. biflora* ($2n=6x=42$). Se aprecian 2 cromosomas con constricciones secundarias y satélites (flechas) inmersos en nucleolos (N) de aspecto circular. Escala= 10 μ m.

(Figs. 9, 10); asimismo, se reconocieron cromosomas que no correspondieron con la fórmula cariotípica propuesta en este estudio, esto es, no coincidieron con la morfología o talla de alguno de los 3 tipos básicos que conforman el complemento cromosómico. Tales cromosomas excepcionales o heterocromosomas fueron semejantes a cromosomas metacéntricos chicos o grandes que ocasionalmente portaron constricciones secundarias

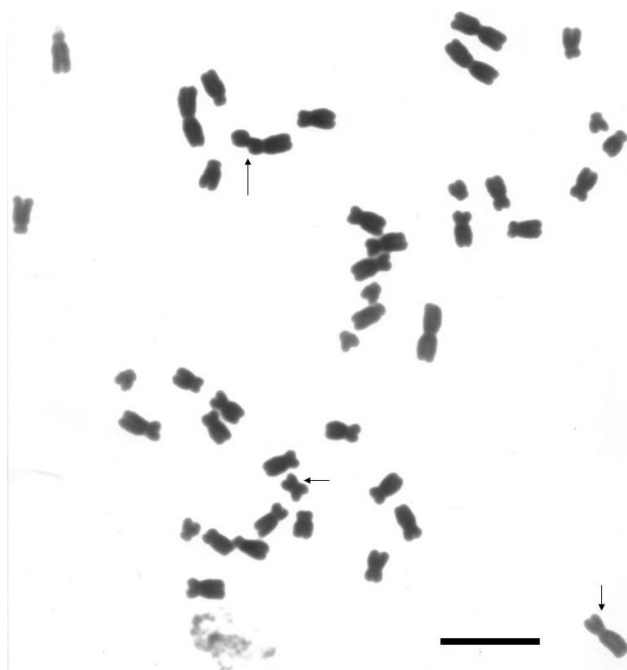


Figura 9. Rearreglos cromosómicos observados en un complemento cromosómico de *M. biflora* ($2n=6x=42$). Rompimiento cromosómico (flecha larga); heterocromosomas metacéntricos (flechas cortas). Escala= 10 μ m.

(Figs. 10, 11, 12), y a submetacéntricos ligeramente mayores a los 6 más pequeños del complemento (Fig. 13).

Discusión

El número cromosómico $2n=42$ registrado en estas investigaciones para *M. biflora* coincide con recuentos obtenidos anteriormente para esta especie y corresponde al de una población hexaploide con un número básico $x=7$, lo que confirma la existencia de una serie poliploide exhibida dentro del amplio intervalo de distribución de este taxón (Lenz, 1966, 1971). Asimismo, concuerda con $x=7$ que ha sido reconocido como el número básico de las angiospermas

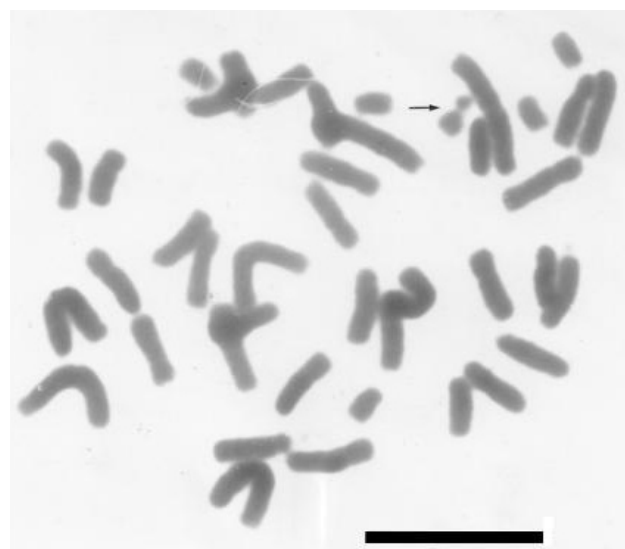


Figura 10. Rompimiento cromosómico (flecha) en un complemento de *M. biflora* ($2n=6x=42$). Escala= 10 μ m.

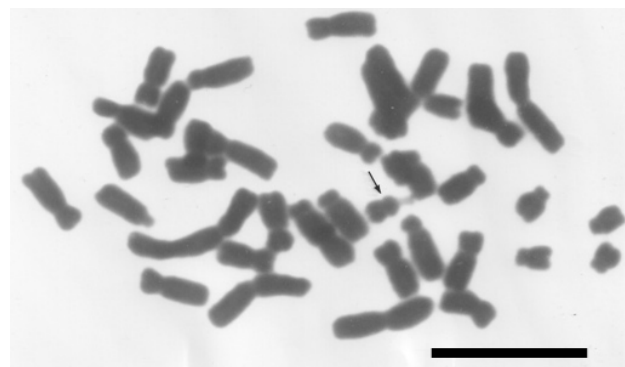


Figura 11. Metafase mitótica de *M. biflora*. La flecha señala a un heterocromosoma metacéntrico chico con constricción secundaria. Escala= 10 μ m.

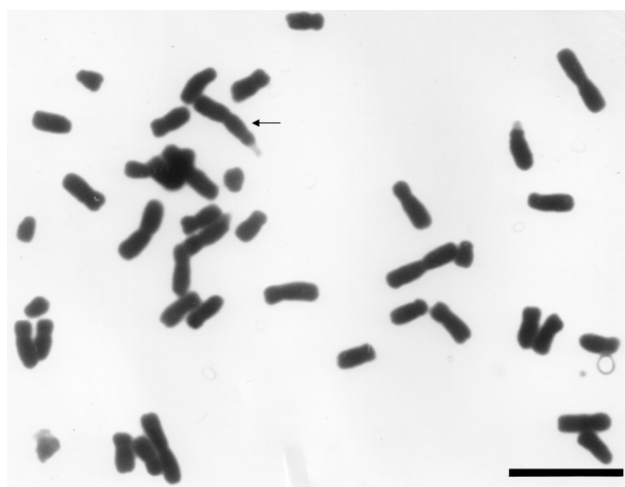


Figura 12. Metafase mitótica de *M. biflora* ($2n=6x=42$). La flecha señala a un heterocromosoma metacéntrico grande con constricción secundaria. Escala= 10 μm .

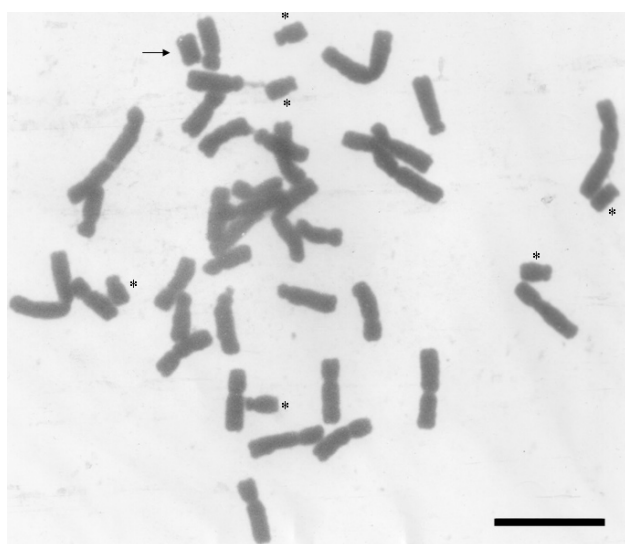


Figura 13. Metafase mitótica de *M. biflora* ($2n=6x=42$). La flecha resalta a un heterocromosoma submetacéntrico ligeramente mayor a los 6 cromosomas submetacéntricos (*) más pequeños. Escala= 10 μm .

basales y predominante en las monocotiledóneas (Raven, 1975; Dahlgren et al., 1985).

La fórmula cariotípica de $6m+24sm+12st$ para la población de *M. biflora* estudiada aquí, representa la primera que se obtiene para cualquiera de sus poblaciones y primera también para cualquiera de las especies del género. En relación con las tallas cromosómicas, una LCTH de $106.92\pm5.87 \mu\text{m}$ con un tamaño cromosómico

promedio de $5.09\pm0.55 \mu\text{m}$, señala una característica ya conocida en las monocotiledóneas cormosas, es decir, la presencia de genomas particularmente grandes con probable significado nucleotípico. La fórmula cariotípica, así como la obtención del rango cromosómico ($6.53 \mu\text{m}$) y del índice de asimetría ($TF\%=32.79$) añaden datos cuantitativos al sistema genético de *M. biflora*, tan escasos en las descripciones cariotípicas de monocotiledóneas.

El carácter trimodal, es decir, la presencia de 3 grupos de cromosomas bien caracterizados, con tallas claramente diferentes, observado en el cariotipo de *M. biflora*, ha sido descrito con anterioridad en Asparagales en los géneros *Aspidistra*, *Galtonia*, *Pseudogaltonia*, *Maianthemum* y otros géneros pertenecientes a otros órdenes y familias (*Craspedolobium*, Fabaceae) y el significado genético y taxonómico de este fenómeno queda por resolver (Forrest y Jong, 2004; Meng et al., 2005; Lin et al., 2010; Xu et al., 2011).

La identificación clara de grupos de 6 cromosomas homólogos observada en los cromosomas metacéntricos (m) grandes y en los submetacéntricos (sm) chicos (Figs. 5A, B) se consideró aquí como una evidencia de la naturaleza autohexaploide de la población estudiada, donde se observaron 6 homólogos para cada grupo de cromosomas del complemento. La idea anterior se reforzó con la observación frecuente de 6 cromosomas subteloecéntricos (st) portadores de constricciones secundarias y satélites (Fig. 7) que demuestra, además, la ausencia de supresión de la función nucleolar por amfiplastia o dominancia nucleolar, habitualmente manifiesta en especies alopoliploides (Navashin, 1928; Preuss y Pikaard, 2007; Tapia-Pastrana, 2012).

En general, la presencia de constricciones secundarias en un complemento se considera indicativo de regiones NOR activas (Tapia-Pastrana y Mercado-Ruaro, 2001; Tapia-Pastrana, 2007), sin embargo, en la población analizada el número máximo de nucleolos observados en prometáfase fue de 2, lo que indica por una parte, que los cromosomas st asociados a éstos son los cromosomas NOR (Fig. 8) y, por otra, que la redundancia genética por copias extras de ciertas secuencias no compromete funciones esenciales en los poliploides.

En estas investigaciones, la identificación de 3 tipos básicos de cromosomas en *M. biflora* a partir de la ubicación del centrómero, descarta la existencia de cromosomas holocéntricos o con centrómero difuso, fenómeno que la investigación citogenética registra como una característica más común en monocotiledóneas (Leitch et al., 2010) que en el resto de las angiospermas: Cyperaceae (Heilborn, 1924), Juncaceae (Malheiros-Gardé et al., 1947; Heckmann et al., 2011) y el género *Chionographis* de Melanthiaceae (Tanaka y Tanaka, 1977), ejemplifican lo anterior, aunque

la frecuencia del evento aún se desconoce (Greilhuber, 1995).

Al analizar el complemento cromosómico en algunos individuos de la población de *M. biflora* estudiada, se observó la presencia de fragmentos cromosómicos de diferentes tamaños, la existencia de rompimientos y de heterocromosomas, mismos que se consideraron como evidencia de rearrreglos cromosómicos donde la probable participación de rompimientos y translocaciones desiguales es un mecanismo frecuente, cuyo resultado es la falta de homología en algunos grupos de cromosomas y la consecuente dificultad para aparearlos por semejanza al construir el cariotipo de esta especie (Figs. 5A, B). Los resultados de estas investigaciones apoyan la opinión de Stebbins (1971) sobre el papel de las translocaciones desiguales progresivas entre cromosomas, que al favorecer el acortamiento de algunos cromosomas y el alargamiento de otros, resultaron en nuevas combinaciones alélicas que han explicado el origen bimodal en los cariotipos de las monocotiledóneas. En efecto, las especies poliploides frecuentemente muestran gran cantidad de cambios cromosómicos que producen nuevas combinaciones de ADN en sus genomas (Song et al., 1995; Arnold, 1997).

Es importante señalar que la información derivada de los estudios citogenéticos en algunas familias de monocotiledóneas, tales como Poaceae, Commelinaceae y Asparagaceae ha contribuido de manera sustancial en la estimación de las relaciones filogenéticas (Raven, 1975; Dahlgren et al., 1985) y que el número cromosómico por sí solo ha sido útil para analizar la posición taxonómica de especies incluidas en otros géneros de la subfamilia Brodiaeoideae como *Bloomeria* y *Triteleia*. En este taxón, especies polimórficas exhiben poliploidía y números básicos de $x=7$ y $x=8$, lo cual sugiere que los cambios en el número cromosómico juegan un papel significativo en la evolución de estas especies (Burbank, 1941, 1944).

Si bien, el análisis citogenético tiene poca aplicación en niveles superiores de la taxonomía, debido a la plasticidad evolutiva y a datos morfológicos limitados, en las monocotiledóneas puede suministrar información útil particularmente por abajo del nivel de género (Greilhuber, 1995). De esta forma, es claro que el estudio cromosómico detallado en especies incluidas dentro del género *Milla* puede sumarse ahora a la lista de caracteres morfológicos confiables para la construcción de hipótesis evolutivas en Brodiaeoideae, particularmente si se considera que los intentos por resolver sus relaciones filogenéticas empleando secuencias de cloroplasto, tales como *trnL-F*, *rp116* y *ndhF* han presentado escasa variación (Pires y Sytsma, 2002).

Finalmente, este estudio apoya la opinión de Greilhuber (1995), quien señala que en la era posgenómica de la

secuenciación a gran escala y los análisis comparativos, la disponibilidad de grandes cantidades de información de secuencias junto con cantidades crecientes de información citogenética derivada del estudio cuidadoso de los cromosomas, suministrará nueva luz sobre las hipótesis de relación o filogenias.

Literatura citada

- APG III (Angiosperm Phylogeny Group). 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. Botanical Journal of the Linnean Society 161:105-121.
- Arnold, M. L. 1997. Natural hybridization and evolution. Oxford University Press. New York. 232 p.
- Burbank, M. P. 1941. Cytological and taxonomic studies in the genus *Brodiaea*. *Brodiaea* and *Dichelostemma*. Botanical Gazette 103:247-265.
- Burbank, M. P. 1944. Cytological and taxonomic studies in the genus *Brodiaea* II. Botanical Gazette 105:339-345.
- Cronquist, A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press, New York. 1262 p.
- Dahlgren, R. M. T., H. T. Clifford y P. F. Yeo. 1985. The families of monocotyledons: structure, evolution and taxonomy. Springer Verlag, Berlin. 520 p.
- Espejo-Serna, A. y A. R. López-Ferrari. 2003. Alliaceae. Flora de Veracruz. Fascículo 132. Instituto de Ecología., A. C. Xalapa and University of California. Riverside, California. 18 p.
- Fay, M. F. y M. W. Chase. 1996. The resurrection of Themidaceae for the Brodiaea alliance, and recircumscription of Alliaceae, Amaryllidaceae and Agapanthoideae. Taxon 45:441-451.
- Forrest, L. L. y K. Jong. 2004. Karyotype asymmetry in *Galtonia* and *Pseudogaltonia* (Hyacinthaceae). Edinburgh Journal of Botany 60:569-579.
- Greilhuber, J. 1995. Chromosomes of the monocotyledons (general aspects). In Monocotyledons: systematics and evolution, P. J. Rudall, P. J. Cribb, D. F. Cutler y C. J. Humphries (eds.). Royal Botanic Gardens, Kew. p. 379-414.
- Heckmann, S., E. Schroeder-Reiter, K. Kumke, L. Ma, K. Nagaki, M. Murata, G. Wanner y A. Houben. 2011. Holocentric chromosomes of *Luzula elegans* are characterized by a longitudinal centromere groove, chromosome bending, and terminal nucleolus organizer region. Cytogenetic and Genome Research 134:20-228.
- Heilborn, O. 1924. Chromosome numbers and dimensions, species formations and phylogeny in the genus *Carex*. Hereditas 5:128-216.
- Howard, T. M. 1999. Three new *Milla* species from Mexico. Herbertia 54:232-237.
- Howard, T. M. 2001. Bulbs for warm climates. University of Texas Press. 276 p.
- Leitch, I. J., J. M. Beaulieu, M. W. Chaise, A. R. Leitch y M. F. Fay. 2010. Genome size dynamics and evolution in monocots. Journal of Botany 2010, 18 p. <http://www>.

- hindawi.com/journals/jb/2010/862516/; última consulta: 25.V.2012.
- Lenz, L. W. 1966. Chromosome numbers in the Allieae (Liliaceae). *Aliso* 6:81-82.
- Lenz, L. W. 1971. Chromosome numbers in the genus *Milla* Cav. (Liliaceae). *Aliso* 7:321-324.
- Levan, A., K. Fredga y A. A. Sandberg. 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. *Hereditas* 52:201-219.
- Lin, C. R., C. I. Peng, Y. Kono y Y. Liu. 2010. *Aspidistra obconica*, Asparagaceae (Ruscaceae), a new species from limestone areas in Guangxi, China. *Botanical Studies* 51:263-268.
- Malheiros-Gardé, N., D. de Castro y A. Cámara. 1947. Cromosomas sem centrómero localizado. O caso do *Luzula purpurea* Link. *Agronomia Lusitana* 9:51-47.
- Martínez, M. 1979. Catálogo de nombres vulgares y científicos de plantas mexicanas. Fondo de Cultura Económica, México, D. F. 1247 p.
- McNeal, D. W. 2003. *Milla biflora*. In *Flora of North America*, vol. 26: Magnoliophyta: Liliidae: Liliales and Orchidales, flora of North America Editorial Committee. (eds.). Oxford University Press. Oxford. 347 p. Disponible en: http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=18&taxon_id=220008607; última consulta: 06.IV.2013.
- Meng, Y., Z. L. Nie, Y. P. Yang y Z. J. Gu. 2005. Karyomorphology of *Maianthemum* sensu lato (Polygonatae, Ruscaceae). *Journal of Plant Research* 118:155-162.
- Moore, H. E. 1953. The genus *Milla* (Amaryllidaceae-Allieae) and its allies. *Gentes Herbarum* 8:262-294.
- Navashin, M. S. 1928. Amphiplastie-eine neue karyologische erscheinung. *Proceedings of the International Conference on Quantitative Genetics* 5:1148-1152.
- Pires, J. C., M. F. Fay, W. S. Davis, L. Hufford, J. Rova, M. W. Chase y K. J. Sytsma. 2001. Molecular and morphological phylogenetic analyses of Themidaceae (Asparagales). *Kew Bulletin* 56:601-626.
- Pires, J., C. y K. J. Sytsma. 2002. A phylogenetic evaluation of a biosystematic framework: Brodiaea and related pedaled monocots (Themidaceae). *American Journal of Botany* 89:1342-1359.
- Preuss, S. y C. S. Pikaard. 2007. rRNA gene silencing and nucleolar dominance: insights into a chromosome-scale epigenetic on/off switch. *Biochimica et Biophysica Acta* 1769:383-392.
- Raven, P. H. 1975. The basis of angiosperm phylogeny: cytology. *Annals of the Missouri Botanical Gardens* 62:724-764.
- Rojo, A. y J. Rodríguez. 2002. La flora del Pedregal de San Ángel. Instituto Nacional de Ecología, México, D. F. 95 p.
- Sinha, S. S. N. y H. Roy. 1979. Cytological studies in the genus *Phaseolus* I. Mitotic analysis in fourteen species. *Cytologia* 44:191-199.
- Song, K., P. Lu, K. Tank y T. C. Osborn. 1995. Rapid genome change in synthetic polyploids of *Brassica* and its implications for polyploid evolution. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences* 92:7719-7723.
- Stebbins, G. L. 1971. Chromosomal evolution in higher plants. Addison-Wesley Publishing Reading. Massachusetts. 216 p.
- Tanaka, N. Y. y N. Tanaka. 1977. Chromosome studies in *Chionographis* (Liliaceae). I. On the holokinetic nature of chromosomes in *Chionographis japonica* Maxim. *Cytologia* 42:753-763.
- Tapia-Pastrana, F. 2007. Citogenética de *Guazuma ulmifolia* var. *ulmifolia* (Sterculiaceae). *Darwiniana* 45:23-27.
- Tapia-Pastrana, F. y P. Mercado-Ruaro. 2001. A combination of the “squash” and “splash” techniques to obtain the karyotype and assess meiotic behavior of *Prosopis laevigata* L. (Fabaceae: Mimosoideae). *Cytologia* 66:11-17.
- Tapia-Pastrana, F. 2012. Karyological characterisation of four American species of *Crotalaria* (Leguminosae: Papilionoideae) by the splash method. *Kew Bulletin* 67:427-433.
- Xu, J., Z. J. Yin, T. Funamoto y H. Peng. 2011. First report of chromosome numbers and karyotypes of two monotypic genera endemic to eastern Asia: *Brachystemma* (Caryophyllaceae) and *Craspedolobium* (Fabaceae). *Nordic Journal of Botany* 29:200-203.



Nota científica

Primer registro de *Spermatozopsis similis* (Chlorophyta) en un ambiente marino

First record of *Spermatozopsis similis* (Chlorophyta) in a marine environment

Carolina Fernández¹, M. Cecilia Gauna¹, M. Emilia Croce¹ y Elisa R. Parodi^{1,2✉}

¹Instituto Argentino de Oceanografía, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas. Camino La Carrindanga km 7.5, Bahía Blanca, Argentina.

²Ecología Acuática, Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia, Universidad Nacional del Sur. San Juan 670, Bahía Blanca, Argentina.

✉ elipapers@criba.edu.ar

Resumen. El objetivo del presente trabajo es registrar por primera vez la presencia de *Spermatozopsis similis* H. R. Preisig et M. Melkonian en un ambiente marino y describir su morfología y abundancia en la ría del Jabalí; bahía Anegada, Buenos Aires, Argentina. Se realizaron muestreos mensuales entre junio y noviembre de 2006, las muestras se observaron bajo microscopio óptico y electrónico de barrido. Los ejemplares de *S. similis* presentaron células biflageladas fusiformes y levemente espiraladas, con flagelos de largo desigual. *Spermatozopsis similis* fue un componente importante del fitoplancton en la ría del Jabalí entre junio y agosto de 2006, alcanzando su máxima abundancia en agosto (6 770 cél.ml⁻¹), durante este periodo se observaron valores muy altos y fluctuantes en la salinidad. Este trabajo constituye el primer registro de *S. similis* en un ambiente marino.

Palabras clave: Argentina, Chlorophyta, fitoplancton, morfología.

Abstract. The objective of the present study is to report for the first time the occurrence of *Spermatozopsis similis* H. R. Preisig et M. Melkonian in a marine environment, describing the morphology and its abundance in Ría del Jabalí; Bahía Anegada, Buenos Aires, Argentina. Samples were taken monthly between June and November 2006 and were observed under light and scanning electron microscope. Specimens of *S. similis* showed biflagellate, fusiform and slightly spiraled cells, with flagella of unequal length. *S. similis* was an important component of phytoplankton in Ría del Jabalí between June and August 2006, reaching its maximum abundance in August (6 770 cél.ml⁻¹), during this period there were observed very high and fluctuating values of salinity. This paper is the first record of *S. similis* in a marine environment.

Key words: Argentina, Chlorophyta, phytoplankton, morphology.

El género *Spermatozopsis* (Dunaliellaceae, Chlorophyceae) fue establecido por Korshikov en 1913 para incluir algas verdes dulceacuícolas, unicelulares, flageladas con una forma celular particular espiralada y estableció como especie tipo a *Spermatozopsis exsultans* Korshikov (Korshikov, 1913). Este autor describió células tetraflageladas y biflageladas, siendo las primeras las más comunes y debido a que pudo observar la división y el origen de células hijas tetraflageladas, las consideró representantes normales del estadio vegetativo de la especie (Preisig y Melkonian, 1984). Más tarde, Pascher (1927) describió para la misma especie células biflageladas y raramente observó células tetraflageladas, considerando a estas últimas como holocigotos.

En la actualidad han sido descritas 2 especies de *Spermatozopsis*: *S. exsultans* Korshikov y *S. similis* H. R. Preisig et M. Melkonian. *Spermatozopsis exsultans* fue citada por primera vez por Korshikov en 1913 para Rusia, y desde entonces ha sido encontrada en diferentes países: Noruega (Printz, 1927); Inglaterra (Lund, 1942; Scourfield, 1944; Belcher y Swale, 1961; Belcher, 1964; Williams, 1965; Swale, 1968; Pentecost, 2002); Estados Unidos (Lackey, 1939; Brinley y Katzin, 1942; Dillard, 1980); Suecia (Skuja, 1956); República Checa (Ettl, 1965a); Alemania (Heynig, 1969, 1979); Hungría (Hamar, 1976); España (Cambra-Sánchez et al., 1998) y Dinamarca (Ettl, 1980). *Spermatozopsis similis*, por el contrario, sólo ha sido documentada para Inglaterra por Preisig y Melkonian (1984).

En Argentina se ha registrado la presencia de *S. exsultans* en el río Salado (Devercelli y O'Farrell, 2012)

Recibido: 27 mayo 2013; aceptado: 26 noviembre 2013

y en la Reserva Natural Otamendi (De Tezanos-Pinto, 2008), siempre en ambientes de agua dulce.

Este trabajo constituye la primera cita de *S. similis* en un ambiente marino y describe su morfología, observada mediante microscopía óptica y electrónica de barrido, así como su abundancia en la ría del Jabalí; bahía Anegada, Buenos Aires, Argentina.

Se realizaron muestreos mensuales entre junio y noviembre de 2006, en la ría del Jabalí (40°33' S, 62°16' O). (Fig. 1).

Las muestras destinadas al análisis cualitativo se recolectaron con red de plancton de 30 μm de apertura de malla y se fijaron en formaldehído al 4%. Las muestras destinadas al análisis cuantitativo se recolectaron con botella tipo Van Dorn y se fijaron en solución de Lugol. Las muestras destinadas a microscopía electrónica de barrido (MEB), primeramente se fijaron con glutaraldehído al 2.5%, luego se deshidrataron mediante concentraciones crecientes de acetona, se montaron en Poly-D-lysina al 0.5% y finalmente, se metalizaron con oro en un Sputter Coater 9100 mod.3.

Las muestras fijadas en formaldehído se observaron con un microscopio óptico (MO) (Nikon Eclipse TE 300) con una cámara fotográfica (Nikon FDX-35) acoplada y las muestras metalizadas se observaron en un MEB (Carl Zeiss LEO EVO 40).

Para cuantificar la abundancia de las microalgas se

empleó el método de Utermöhl (1958) y los recuentos se realizaron utilizando un microscopio invertido (Wild M40), empleando un aumento de 400X.

Los ejemplares de *S. similis* presentaron células biflageladas fusiformes, levemente espiraladas. Su ancho varió entre 2 y 4 μm y el largo entre 2.5 y 7 μm . El extremo celular anterior fue redondeado y sin papila, mientras que el posterior resultó más angosto y finalizó en punta. La forma celular fue relativamente constante. Los 2 flagelos presentaron inserción apical y fueron desiguales en su longitud. El flagelo más largo presentó una extensión de entre 25 y 30 μm , alcanzando 5-5.5 veces la longitud celular, mientras que el corto presentó un largo de entre 10 y 15 μm , alcanzando 2-2.5 veces la longitud de la célula (Figs. 2 y 3).

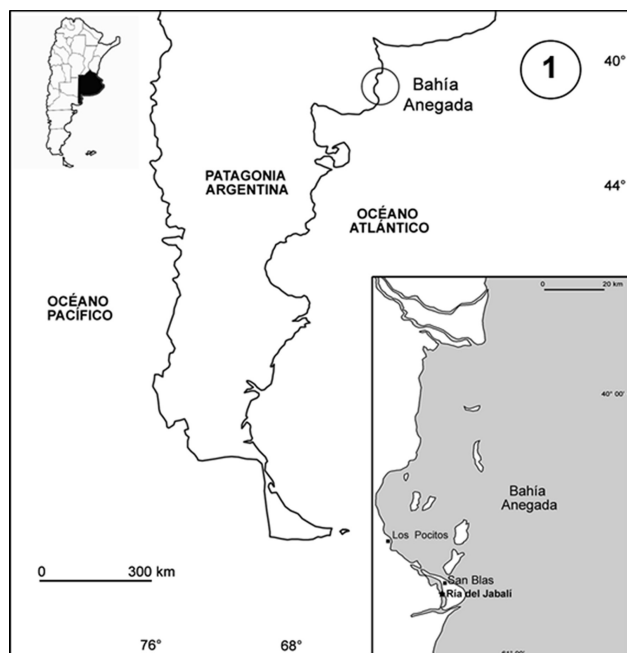


Figura 1. Mapa del área de estudio mostrando la ubicación de la ría del Jabalí en la bahía Anegada.

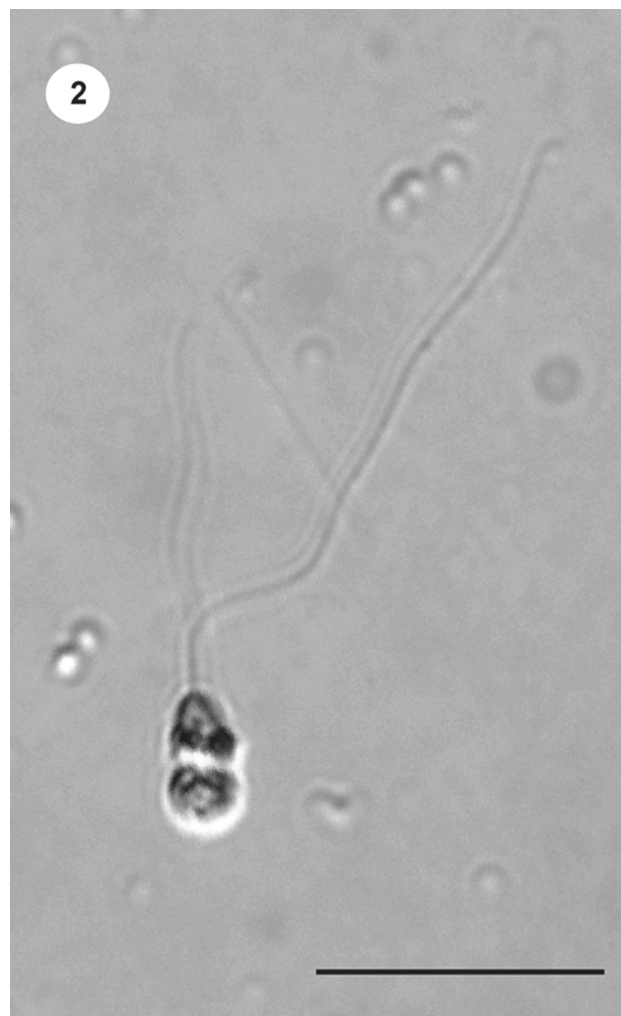


Figura 2. Aspecto general de *Spermatozopsis similis* al microscopio óptico. Barra escala= 10 μm .

Las células presentaron un cloroplasto parietal de apariencia granular y sin pirenoide, el cual, en la región anterior de la célula estuvo confinado a la zona celular convexa, mientras que en la parte posterior ocupó todo el lumen de la célula. El estigma se encontró ubicado en la región anterior. Las células se desplazaron por su extremo anterior.

Al examinarlas con el MEB, no se observaron paredes celulares ornamentadas y ambos flagelos fueron lisos, careciendo de escamas y/o pelos (Fig. 3).

No se observó reproducción sexual ni asexual.

Spermatozopsis similis fue un componente importante de la comunidad fitoplanctónica de bahía Anegada entre los meses de junio y agosto de 2006, alcanzando una abundancia máxima de 6 770 cél.ml⁻¹ en el mes de

agosto. Es importante destacar que durante este periodo se observaron amplias fluctuaciones en la salinidad, alcanzando valores muy altos (55.7 ups) durante el mes previo a la aparición de *S. similis*. Dichos valores superan todos los registros para bahía Anegada (Álvarez y Ríos, 1988).

Los organismos observados durante este estudio difieren de la descripción realizada por Preisig y Melkonian (1984) en el ancho celular, siendo éste mayor en los ejemplares hallados en bahía Anegada. Si bien los ejemplares observados se asemejan a la descripción de *S. exsultans* realizada por Korshikov (1913), éstos difieren, principalmente, en el número de flagelos, que en *S. exsultans* se presentan en número de 4 y definen a esta especie como un organismo tetraflagelado, según estudios de cultivos (Belcher 1964; Ettl 1965b). La presencia de 2 flagelos fue un carácter constante en los ejemplares de bahía Anegada. Por otro lado, Korshikov describió los flagelos como isocontos, mientras que todos los ejemplares hallados en bahía Anegada presentaron flagelos de largo desigual, coincidentemente con lo señalado por Preisig y Melkonian (1984) para *S. similis*. De todos modos, el número de flagelos por célula es considerado como un carácter genérico en los flagelados verdes (Bourrelly, 1972), por lo cual, Preisig y Melkonian (1984) no descartaron la posibilidad de que este organismo en realidad pertenezca a un género separado de *Spermatozopsis*.

Según Melkonian y Preisig (1984) este organismo no puede ser incluido en el género *Dunaliella*, típico biflagelado de ambientes marinos, debido a las conspicuas diferencias que existen entre *S. similis* y *Dunaliella salina*, la especie tipo del género *Dunaliella*. *Spermatozopsis* puede ser distinguido de *Dunaliella* bajo el microscopio óptico por su característica forma levemente espiralada y por la ausencia de pirenoide (Masyuk 1973). Asimismo, las células de *Spermatozopsis* nunca presentan una capa mucilaginosa rodeando la superficie celular, la cual es característica de las especies marinas del género *Dunaliella*.

Las especies del género *Spermatozopsis* han sido registradas, hasta el momento, exclusivamente en ambientes de agua dulce, por lo cual, éste constituiría el primer hallazgo en un ambiente marino. No obstante, su identificación se basó sólo en observaciones de su morfología y sería sumamente importante poder realizar cultivos de la especie, con el fin de observar los distintos estadios de su ciclo de vida tanto al microscopio óptico como al microscopio electrónico de transmisión. También sería necesario realizar estudios genéticos, con el fin de determinar si efectivamente se trata de la misma especie registrada por Preisig y Melkonian (1984) en Inglaterra, como podemos suponer a partir de las observaciones realizadas.

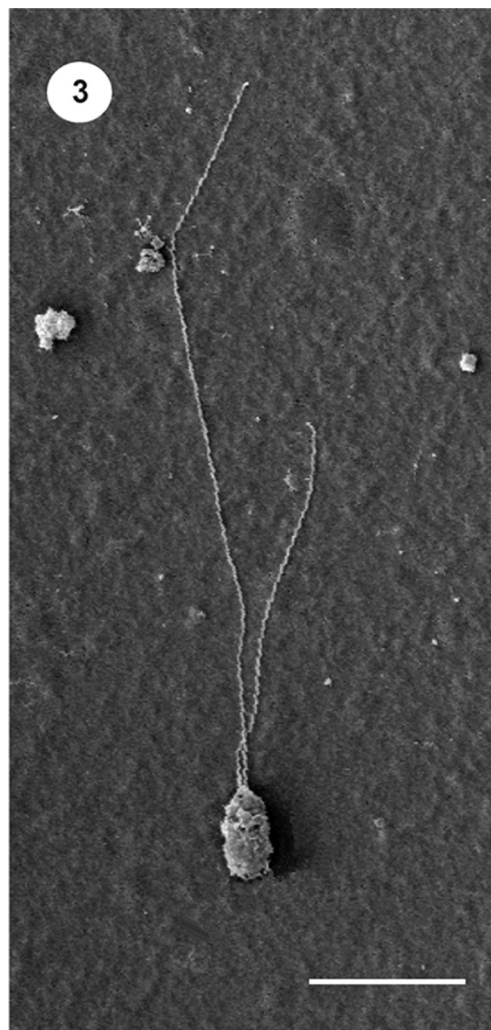


Figura 3. Aspecto general de *Spermatozopsis similis* al microscopio electrónico de barrido. Barra escala= 10 µm.

En memoria de la Doctora Mónica Borges quien participara en las primeras etapas de este trabajo. Este estudio fue financiado por la Secretaría General de Ciencia y Tecnología de la Universidad Nacional del Sur, mediante el proyecto de grupos de investigación (PGI 24/B119), otorgado a la Doctora. E. R. Parodi.

Literatura citada

- Álvarez, C. H. A. y H. F. Ríos. 1988. Estudios litorales en las bahías de San Blas y San Antonio Oeste. Instituto Tecnológico de Buenos Aires y Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata. 72 p.
- Belcher, J. H. 1964. Observations on *Spermatozopsis exsultans* Korshikov in culture. *Nova Hedwigia* 8:127-133.
- Belcher, J. H. y E. M. F. Swale. 1961. Some new and uncommon British Volvocales. *British Phycological Bulletin* 2:56-62.
- Bourrelly, P. 1972. Les algues d'eau douce: Les algues vertes. Tomo I. Boubée, Paris. 572 p.
- Brinley, F. J. y L. J. Katzin. 1942. Distribution of stream plankton in the Ohio River system. *American Midland Naturalist* 27:177-190.
- Cambra-Sánchez, J., M. Álvarez-Cobelas y M. Aboal-Sanjurjo. 1998. Lista florística y bibliográfica de los clorófitos (Chlorophyta) de la península Ibérica, islas Baleares e islas Canarias. Asociación Española de Limnología, Burgos. 614 p.
- De Tezanos-Pinto, P. 2008. Influencia de las macrófitas flotantes en la comunidad fitoplanctónica en un humedal del bajo Paraná (Reserva Natural de Otamendi, Argentina). Tesis, Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires. 118 p.
- Devercelli, M. y I. O. Farrell. 2012. Factors affecting the structure and maintenance of phytoplankton functional groups in a nutrient rich lowland river. *Limnologia* 43:67-78.
- Dillard, G. E. 1980. Freshwater chlorophycean genera of the southeastern United States. I. Introduction and Volvocales (Polyblepharidaceae). *Transactions of the Kentucky Academy of Science* 41:126-131.
- Ettl, H. 1965a. Die algenflora des schönhengstes und seiner umgebung. II. *Nova Hedwigia* 10:121-159.
- Ettl, H. 1965b. Untersuchungen an flagellaten. *Osterreichische Botanische Zeitschrift* 112:701-745.
- Ettl, H. 1980. Grundriß der allgemeinen Algologie. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena. 549 p.
- Hamar, J. 1976. About the algae of the Kishöre River Barrage and environs. *Tiscia* 11:45- 58.
- Heynig, H. 1969. Beobachtungen an planktischen flagellaten. Zur Kenntnis des Planktons mitteldeutscher Gewässer. V. *Archiv fur Protistenkunde* 111:170-191.
- Heynig, H. 1979. Einige interessante phytoplankter aus gewässern des bezirks Halle (DDR). *Archiv für Protistenkunde* 122:1-8.
- Korshikov, A. 1913. *Spermatozopsis exsultans* nov. gen. et sp. aus der gruppe der *Volvocales*. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 31:174-183.
- Lackey, J. B. 1939. Notes on plankton flagellates from the Scioto River. *Lloydia* 2:128-143.
- Lund, J. W. G. 1942. The marginal algae of certain ponds, with special reference to the bottom deposits. *Journal of Ecology* 30:245-283.
- Masyuk, N. P. 1973. Morfologija, sistematika, ekologija, geografičeskoe rasprostranenie roda *Dunaliella* Teod. *Naukova Dumka, Kiev*. 244 p.
- Melkonian, M. y H. R. Preisig. 1984. An ultrastructural comparison between *Spermatozopsis* and *Dunaliella* (Chlorophyceae). *Plant Systematics and Evolution* 146:31-46.
- Pascher, A. 1927. Volvocales. In *Die süßwasser-flora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz*, A. Pascher (ed.). Fischer, Jena. 506 p.
- Pentecost, A. 2002. Order Volvocales. In *The freshwater algal flora of the British Isles. An identification guide to freshwater and terrestrial algae*, D. M. John, B. A. Whitton y A. J. Brook (eds.). Cambridge University Press, Cambridge. p. 303-327.
- Preisig, H. R. y M. Melkonian. 1984. A light and electron microscopical study of the green flagellate *Spermatozopsis similis* sp. nov. *Plant Systems Evolution* 146:57-74.
- Printz, H. 1927. Chlorophyceae. In *Die natürlichen pflanzenfamilien* 2. Aufl. Bd., A. Engler y K. Prantl (eds.). Engelmann, Leipzig. 463 p.
- Scourfield, D. J. 1944. The nanoplankton of bomb-crater pools in Epping Forest. *Essex Naturalist* 27:231-241.
- Skuja, H. 1956. Taxonomische und biologische studien über das phytoplankton schwedischer binnengewässer. *Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis* 16:1-404.
- Swale, E. M. F. 1968. The phytoplankton of oak Mere, Cheshire, 1963-1966. *British Phycological Bulletin* 3:441-449.
- Utermöhl, H. 1958. Zur vervollkommnung der quantitativen phytoplankton-methodik. *Mitteilungen. Internationale Vereinigung fuer Theoretische und Angewandte Limnologie* 9:1-38.
- Williams, E. G. 1965. Plankton algae from the Serpentine in Eaton Park, Chester. *British Phycological Bulletin* 2:429-450.



Nota científica

Un nuevo registro para Guanajuato: *Psilotum nudum* (Psilotaceae)

A new record for Guanajuato: *Psilotum nudum* (Psilotaceae)

Victoria Hernández-Hernández[✉], María Guadalupe Segovia-Ramírez y Sergio Argüelles-Marmolejo

¹Departamento de Biología, Instituto Tecnológico Superior de Irapuato. Carretera Irapuato-Silao, km 12.5, 36821 Irapuato, Guanajuato, México.
✉ vihernandez@itesi.edu.mx

Resumen. Se documenta por primera vez a *Psilotum nudum* (L.) P. Beauv. en la Sierra de Pénjamo, Guanajuato; el taxón crece entre las rocas en un bosque de encino y se encontró en 2 localidades con pocas plantas. La Sierra de Pénjamo fue recientemente decretada como una área natural protegida (ANP) en la parte del suroeste de Guanajuato.

Palabras clave: ANP Sierra de Pénjamo, Guanajuato, *Psilotum nudum*.

Abstract. *Psilotum nudum* is reported for the first time from the Sierra de Pénjamo, Guanajuato, growing between rocks in an oak forest; the species was found in only 2 locations with a few plants. The Sierra of Pénjamo was recently declared a natural protected area in the southwestern part of Guanajuato.

Key words: ANP Sierra of Pénjamo, Guanajuato, *Psilotum nudum*.

La familia Psilotaceae incluye 2 géneros, *Psilotum* Sw. con 2 especies y *Tmesipteris* Bernh. con 10 taxones; en México sólo se encuentra el género *Psilotum* con *P. complanatum* Sw. y *P. nudum* (L.) P. Beauv.; ambas especies son pantropicales (Mickel y Smith, 2004).

Sin embargo, debido a la ausencia de fósiles ha existido bastante especulación en torno a la posición sistemática de Psilotaceae. La familia Psilotaceae fue incluida en las licofitas o plantas afines a los helechos por la similitud entre las enaciones con las microfílas. También ha sido relacionada con el género *Stromatopteris* (Gleicheniaceae) porque ambos presentan gametofitos subterráneos, la anatomía del tallo es similar y con esporas monoletes; sin embargo, dichas similitudes morfológicas no son homologías (Brownsey, 1987; Wagner, 1977; Wolf, 1997). Bierhorst (1977) dejó en claro que los ejes aéreos son homólogos a las hojas de los helechos (megafílas). Con base en análisis moleculares, actualmente se clasifica a la familia Psilotaceae como grupo hermano de Ophioglossaceae y se incluye como parte de los helechos en la subclase Ophioglossidae, en el orden Psilotales (Smith et al., 2006; Christenhusz et al., 2011).

Presentamos aquí el primer registro de *P. nudum* (L.) P. Beauv. para la Sierra de Pénjamo, Guanajuato, zona recientemente decretada como Área Natural Protegida (POGG, 2012). Los ejemplares V. Hernández H. 571 y M.

G. Segovia, S. Argüelles y F. Ramos 29, 30 se encuentran depositados en el Herbario del Instituto de Ecología (IEB) y en el Instituto Tecnológico Superior de Irapuato.

La Sierra de Pénjamo se encuentra en la región del Bajío, en parte de los municipios de Cuernavaca, Pénjamo y Manuel Doblado, y se ubica al suroeste del estado de Guanajuato entre las coordenadas 20°24'30" y 20°40'00" N, 101°38'12" y 101°57'20" O (Fig. 1). En la sierra se encuentran diferentes tipos de vegetación, como bosque de encino, bosque de pino, bosque espinoso, bosque tropical caducifolio, bosque de galería y pastizales (Guadián-Marín, 2012a, 2012b).

Esta especie no había sido registrada hasta ahora en la Flora del Bajío y de regiones adyacentes (Díaz-Barriga y Palacios-Ríos, 1992) ni en las Pteridophytes of Mexico (Mickel y Smith, 2004) y tampoco en el trabajo de Zamudio y Galván-Villanueva (2011) sobre la diversidad vegetal del estado de Guanajuato. Tampoco fue mencionada por Guadián-Marín (2012b) en su trabajo sobre la flora y vegetación de la Sierra de Pénjamo.

Psilotum nudum se caracteriza por ser una especie rupícola (Figs. 2A, B), con tallos arqueados o péndulos, ramas de 10 a 26 cm de largo y 2 mm de ancho, angulares en la parte proximal, generalmente de color verde grisáceo a amarillo; con enaciones estériles de 1 mm de ancho y las fértiles bifurcadas; sinangios, generalmente distales helicoidales (Fig. 2C). En la Sierra de Pénjamo fue recolectado en 2 sitios, entre las grietas de una ladera

Recibido: 24 junio 2013; aceptado: 14 noviembre 2013

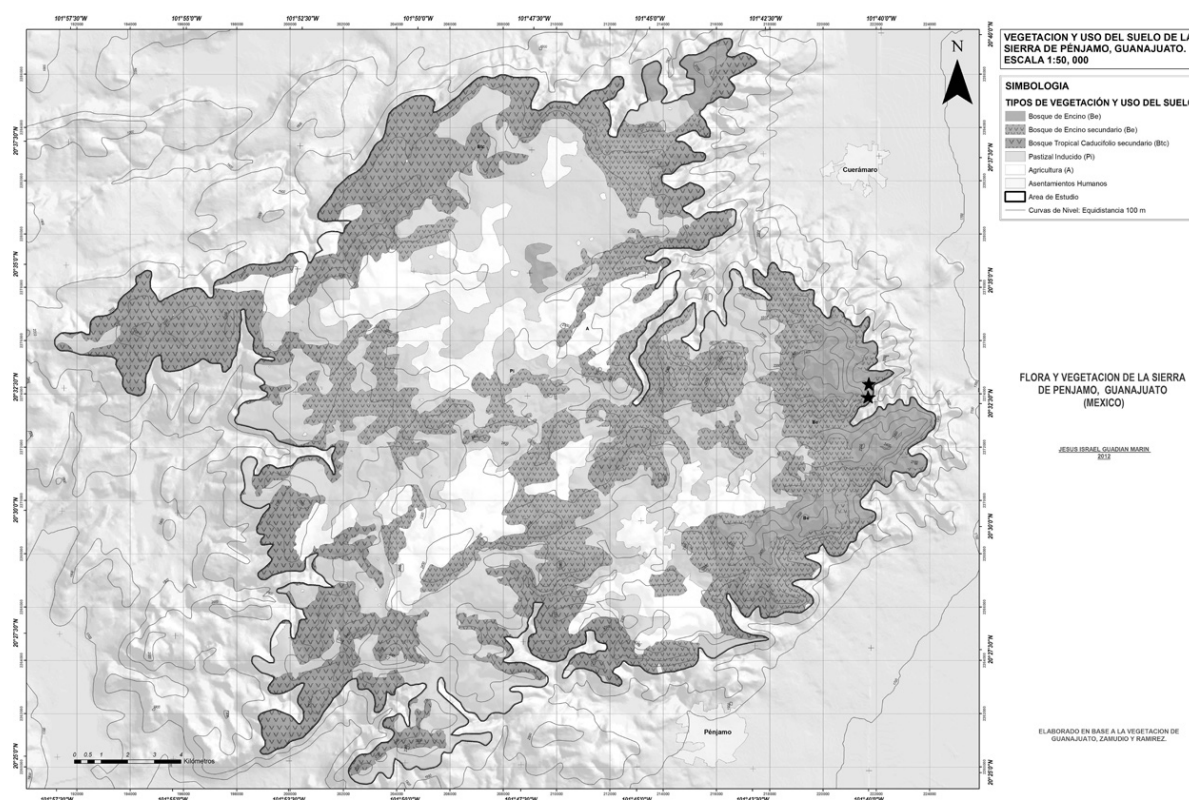


Figura 1. Localización del área de estudio (tomado de Guadián-Marín, 2012a); *= sitios de recolección de *P. nudum*.

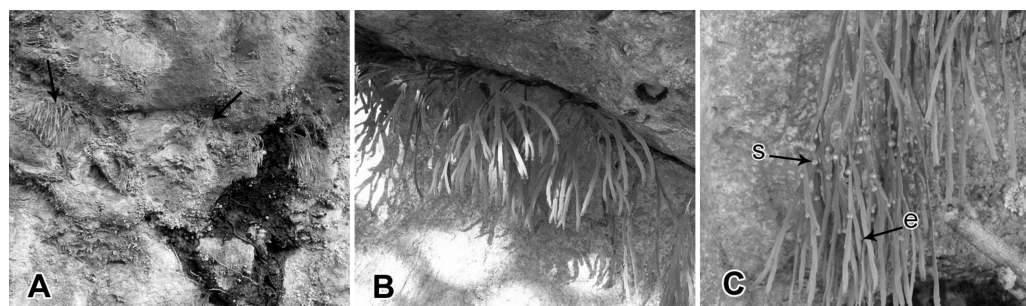


Figura 2. *Psilotum nudum*; A, población de la especie en la zona de estudio; B, hábito de la planta; C, tallo dicotómico; e= enación, s= sinangio.

rocosa (Fig. 2A), en terreno con topografía accidentada y en lugares sombreados, en bosque de encino, a una altitud entre 1 943 y 1 962 m. El número de individuos presentes en los sitios de colecta fue escaso, entre 5 y 7 plantas, y casi la mayoría de los tallos presentaron sinangios durante los meses de octubre a marzo.

En México, *P. nudum* se encuentra en 14 estados: Chihuahua, Chiapas, Colima, Estado de México, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Morelos, Puebla, Quintana Roo, Sonora, Tabasco, Tamaulipas, Veracruz y el Distrito Federal; crece

en bosque húmedo de montaña a un gradiente altitudinal de 350 a 1 500 m (Palacios-Ríos, 1992; Mickel y Smith, 2004).

En las 2 poblaciones de *P. nudum* de la Sierra de Pénjamo fue escaso el número de individuos, por lo que se recomienda explorar otros sitios, tanto en la sierra como en otros municipios del estado con factores ambientales semejantes, para conocer la distribución de la especie en Guanajuato y así promover la conservación y manejo de los sitios en las áreas naturales protegidas.

Los autores agradecen a Francisco Ramos-Patlán por su apoyo durante el trabajo de campo, a Israel Guadián-Marín por proporcionar el mapa de localización de la Sierra de Pénjamo, a J. Carlos Echeverría por proporcionar una fotografía de la especie, así como a Klaus Mehlreter, Teresa Terrazas y a los revisores anónimos por sus comentarios y crítica del manuscrito.

Literatura citada

- Bierhorst, D. W. 1977. The systematic position of *Psilotum* and *Tmesipteris*. *Brittonia* 29:3-12.
- Christenhusz, M. J. M., X-C. Zhang y H. Schneider. 2011. A linear sequence of extant families and genera of lycophytes and ferns. *Phytotaxa* 19:7-54.
- Díaz-Barriga, H. y M. Palacios-Ríos. 1992. Lista preliminar de especies de Pteridofitas de los estados de Guanajuato, Michoacán y Querétaro. *Flora del Bajío y regiones adyacentes*. Fascículo complementario III:1-12.
- Guadián-Marín, J. I. 2012a. Los jóvenes y el conocimiento de la biodiversidad: el caso de Cuerpos de Conservación Sierra de Pénjamo, A. C. *In* La biodiversidad en Guanajuato: estudio de Estado, Vol. I. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad /Instituto de Ecología del Estado de Guanajuato. México, D. F. p. 418-421
- Guadián-Marín, J. I. 2012b. Flora y vegetación de la Sierra de Pénjamo, Guanajuato, México. Tesis, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán. 149 p.
- Mickel, J. T. y A. R. Smith. 2004. The pteridophytes of Mexico. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 88:528-529.
- Palacios-Ríos, M. 1992. Psilotaceae. *Flora de Veracruz*. p. 1-8. POGG (Periódico Oficial del Gobierno del Estado de Guanajuato).
2012. Decreto gubernativo número 208, que declara como Área Natural Protegida en la categoría de área de uso sustentable a la zona denominada "Sierra de Pénjamo", ubicada en los municipios de Cuernavaca, Manuel Doblado y Pénjamo. 29 de mayo del 2012. Gobierno del Estado de Guanajuato.
- Smith, R. A., K. M. Pryer, E. Schuettpelz, P. Korall, H. Schneider y P. G. Wolf. 2006. A classification for extant ferns. *Taxon* 55:705-731.
- Wagner, W. H. 1977. Systematic implications of the Psilotaceae. *Brittonia* 29:54-63.
- Wolf, P. G. 1997. Evaluation of *atpB* nucleotide sequences for phylogenetic studies of ferns and other pteridophytes. *American Journal of Botany* 84:1429-1440.
- Zamudio, S. y R. Galván-Villanueva. 2011. La diversidad vegetal del estado de Guanajuato, México. *Flora del Bajío y de regiones adyacentes*. Fascículo complementario XXVII:1-101.



Research note

Trichodina mutabilis (Protozoa: Ciliophora: Trichodinidae) from the characid fish *Astyanax mexicanus* in the Cuatro Ciénegas region, northern Mexico

Trichodina mutabilis (Protozoa: Ciliophora: Trichodinidae) en el pez carácido *Astyanax mexicanus* de la región de Cuatro Ciénegas, norte de México

Alma Gabriela Islas-Ortega and Rogelio Aguilar-Aguilar✉

Departamento de Biología Comparada, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-399, 04510 México, D. F., Mexico.

✉ raguilar@ciencias.unam.mx

Abstract. As a part of a series of ongoing studies on trichodinids of freshwater fishes of Mexico, several species from diverse localities in the Cuatro Ciénegas region, Coahuila, northern Mexico, were examined. Wet smears of gills and skin were made fresh and screened for the presence of trichodinids under light microscopy. Additional specimens were fixed for SEM. The only trichodinid species found was *Trichodina mutabilis*, a parasite of the characid fish *Astyanax mexicanus*. This ciliate protozoan has been introduced from Asia to many countries, including Mexico, with its original host, the Asian carps. The present record is the first for Mexico and the second in North America, being the first record of a *Trichodina* species for native wild freshwater fish in a natural environment in Mexico, since all previous records were from exotic cultured fishes.

Key words: Trichodinidae, ciliates, ecto-parasitism.

Resumen. Como parte de un proyecto de investigación a largo plazo sobre tricodínidos parásitos de peces dulceacuícolas de México, varios ejemplares de diversas especies de peces se recolectaron y examinaron en Cuatro Ciénegas, Coahuila, México. Se revisaron muestras frescas de la piel y las branquias bajo microscopio óptico. Algunas muestras adicionales se fijaron para microscopía electrónica. La única especie encontrada fue *Trichodina mutabilis*, la cual se registra por primera vez en México, parasitando al pez *Astyanax mexicanus*. Esta especie de protozoo ha sido introducida a diferentes partes del mundo con su huésped original, la carpa asiática. El presente registro es el primero para México y el segundo para Norteamérica, siendo también el primero en México de una especie de *Trichodina* en peces nativos en su ambiente natural, ya que los registros previos fueron hechos en peces exóticos cultivados.

Palabras clave: Trichodinidae, ciliados, ectoparasitismo.

Ciliates of the genus *Trichodina* Ehrenberg, 1831 are epibionts and often ectoparasites on animals including fish, where they are pathogenic, causing damage to skin and gills (Sleigh, 1991), often leading to death of the infested fish (Hoffman, 1999). Its proliferation might be promoted by changes in the relationship among host, parasite, and environment caused by nutritional deficiency, poor water quality, and infectious or parasitic diseases, causing severe epidermal lesions and disease outbreaks (Khan, 2004; Martins et al., 2010).

Studies of *Trichodina* in Mexico are scarce. Most have been carried out on exotic cultured fishes such

as *Carassius auratus* (L.), *Ctenopharyngodon idella* (Valenciennes), *Cyprinus carpio* (L.) (Cyprinidae), and *Oreochromis niloticus* (L.) (Cichlidae) (Aladro-Lubel et al., 2006). To date there are not records of this ciliate in native populations of freshwater fishes inhabiting natural localities.

Cuatro Ciénegas is a small intermontane valley edge of the Sierra Madre Oriental in the Mexican state of Coahuila, northern Mexico. The approximately 1 000 km² desert valley of Cuatro Ciénegas possess the greatest number of endemic species of any place in North America (Stein et al., 2000), holding a large biodiversity and more than 70 endemic species. Its springs, marshes, rivers, and lakes support a diverse fish fauna for a North American desert region, including at least 16 native fish species, 8

Recibido: 05 septiembre 2012; aceptado: 20 noviembre 2013

of which are endemic (Minckley, 1984). A wide inventory of the helminth species parasitizing these fish taxa have been provided recently by Aguilar-Aguilar et al. (2014); however, the occurrence of protozoan parasites of these fishes has not been documented. During a prospective study addressed to establish the diversity of ciliate parasites of freshwater fishes occurring in arid regions of Mexico, particularly associated with the Cuatro Ciénegas region, we analyzed several fish species. This paper provides the record of *Trichodina mutabilis* Kazubski and Migala, 1968 for the freshwater fish *Astyanax mexicanus* (De Filippi, 1853), which represents the first record of this trichodinid in Mexico and the second in North America.

With this aim, freshwater fishes of the species *Astyanax mexicanus* (n= 85) (Characidae), *Gambusia marshi* Minckley and Craddock, 1962 (Poeciliidae) (n= 122), *Cyprinodon atropus* Miller, 1968 (n= 108), *C. bifasciatus* Miller, 1968 (n= 28) (Cyprinodontidae), and *Herichthys minckleyi* (Kornfield and Taylor, 1983) (n= 19) (Cichlidae), were collected from several localities in the Cuatro Ciénegas region. Fish were kept alive and studied for ectoparasitic ciliates no more than 6 hours after capture. Squash slides of skin and gills were made from live specimens. Slides were impregnated by silver-nitrate to observe the adhesive disc, as described by Lom (1958). Air-dried slides of trichodinids were stained with either Harris-Lillie's hematoxylin or Ehrlich's acid hematoxylin to studying the nuclear apparatus. Voucher slides were deposited at the Colección del Grupo de Trabajo en Parasitología de Organismos Acuáticos at the Facultad de Ciencias, UNAM, Mexico (No. CPOA-012 to 038). All measurements are presented in micrometers following the recommendations of Lom (1958) and Van As and Basson (1989). They were made on photomicrographs obtained using an Olympus BX40® photomicroscope equipped with a Leica Pixlink PL-A662® image capture system. The measurements of the parasites were made with the aid of the Image-Pro Plus® 4.1 software. For SEM study, samples of gills and skin were fixed using glutaraldehyde 3%, and post fixed in 1% OsO₄ for 1 hr, dehydrated through a graded series of ethyl alcohol and then critical point dried with CO₂. Specimens were mounted on metal stubs, coated with gold, and examined in a Hitachi Stereoscan Model S-2469N.

The only ectoparasitic ciliate species found was *Trichodina mutabilis* (Figs. 1-4). This species was recovered in high numbers (more than 100 individuals per fish, prevalence= 100%) from the skin and gills of *Astyanax mexicanus* from the Anteojo San Juan spring in the Cuatro Ciénegas region (26°58'07" N, 102°07'38" W). Remaining host species were free of infection. Ciliates have a medium size disc-shaped body (Fig. 1) measuring

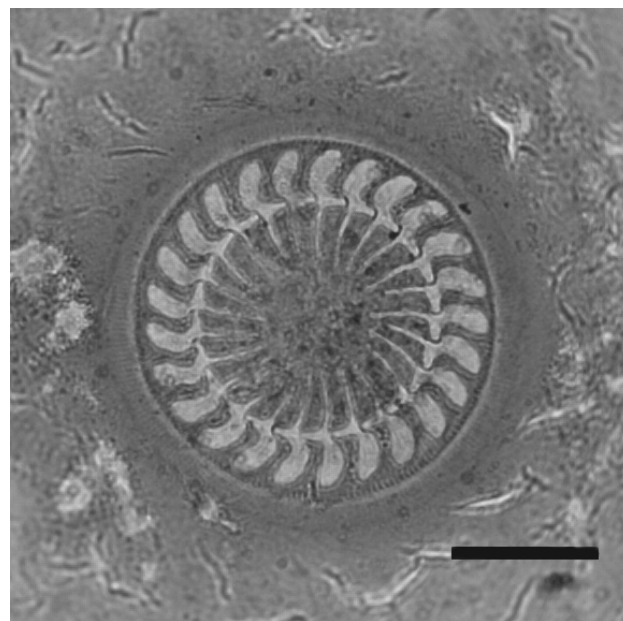


Figure 1. Klein's silver impregnated *Trichodina mutabilis*, bar= 15µm.

38.31 ± 2.07 diameter, adhesive disc 36.22 ± 2.07 ; absence of granules in silver-impregnated specimens. A horseshoe-shaped macronucleus (Fig. 2) is observed, with an external diameter of 64.5 ± 6.37 , and a distance between the ends of 7.67 ± 2.37 . Denticle ring (Fig. 3): 21.77 ± 2.02 , number of denticles 23 - 28, number of radial pins per denticle: 7

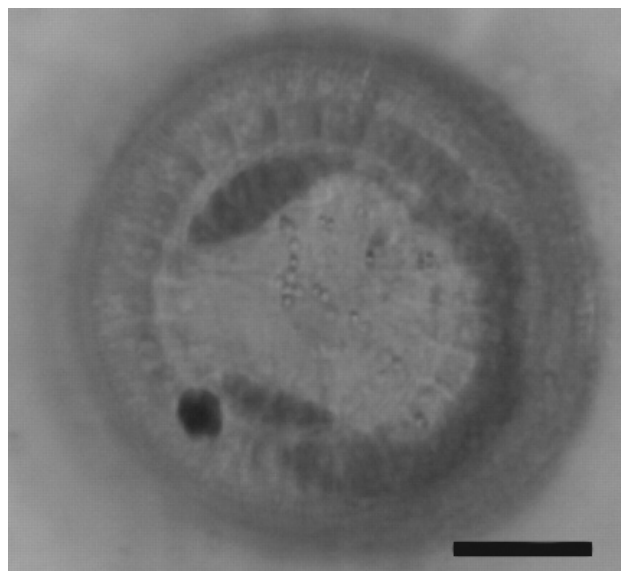


Figure 2. Ehrlich's acid hematoxylin stained nuclear apparatus of *T. mutabilis*, bar= 10µm.

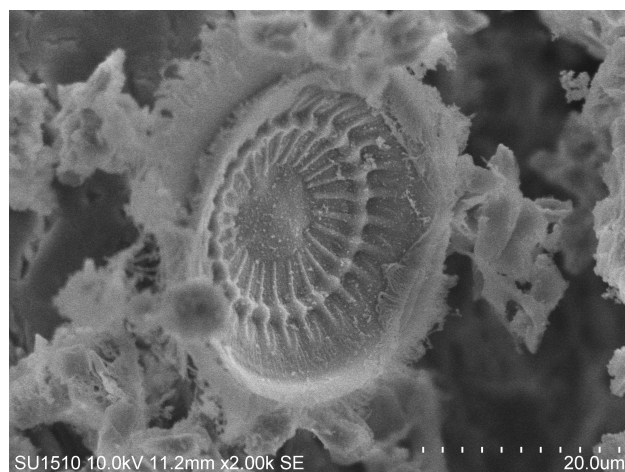


Figure 3. Scanning electron micrograph of *T. mutabilis*, view of a denticulate ring.

-10, dimensions of denticle: length 4.85 ± 0.25 ; blade 4.33 ± 0.32 ; central part 1.46 ± 0.15 ; ray 5.52 ± 0.67 ; span 11.55 ± 0.73 . Adoral ciliary spiral 400° (Fig. 4).

The ciliate species *Trichodina mutabilis* was first described by Kazubski and Migala (1968). Since its original description, various records from diverse fish hosts have been published around the world (Basson and Van As, 2006), and a high morphological variability has been documented (Lom, 1970; Basson and Van As, 2006). Specimens analyzed in this study exhibit some morphological variation with respect to the size of the body, being smaller than those described from other parts of the world (see Kazubski and Migala, 1968; Lom, 1970;

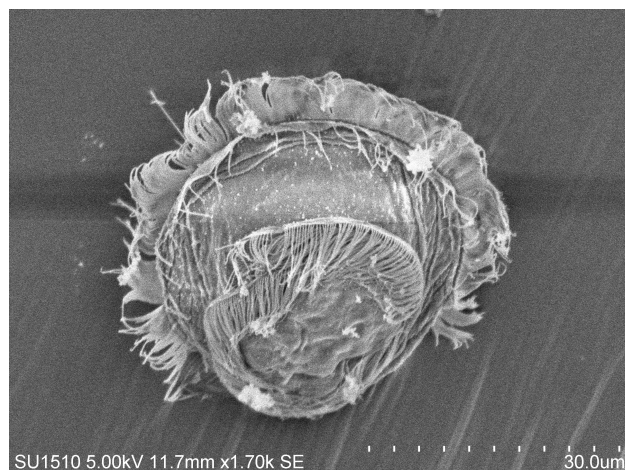


Figure 4. Scanning electron micrograph of *T. mutabilis*, adoral view.

Basson et al., 1983; Özer and Erdem, 1998; Albaladejo and Arthur, 1989; Özer, 2000; Dove and O'Donoghue, 2005; Hu, 2012); however, in general terms our specimens fit with most of the characteristics described for *T. mutabilis* (Basson and Van As, 1994), and have a similar size to a population described by Mitra and Bandyopadhyay (2005).

Trichodina mutabilis is a cosmopolitan species recorded from diverse host fish species, mainly cyprinids in the Europe, Asia, South Africa, and North America (Lom, 1970; Basson et al., 1983; Albaladejo and Arthur, 1989; Özer and Erdem, 1998; Özer, 2000; Kritsky and Heckmann, 2002; Dove and O'Donoghue, 2005; Mitra and Bandyopadhyay, 2005; Basson and Van As, 2006; Hu, 2012). According to Basson and Van As (2006), this is a ciliate species with a worldwide distribution, probably attained via transcontinental introductions of fish. Particularly, this species has been dispersed to other countries together with shipments of carps (Cyprinidae) destined for aquaculture. It possesses a large dispersal capability and it is now found not only in introduced hosts but also in the native freshwater fish fauna. Similar introductions of parasitic species such as exotic digeneans and cestodes have been documented for freshwater fish species in Mexico (see Aguilar-Aguilar et al., 2014), where the low host specificity and great capability to adapt to different environmental conditions allow the invasive species to thrive and to expand its host and distributional range. The report of an additional introduced parasite species affecting freshwater fish fauna in Mexico must be considered in terms of suggesting accurate conservation strategies for this fauna.

The present record of *Trichodina mutabilis* in *Astyanax mexicanus* represents a new host record and the first for Characidae. The present finding, along with previous records of this ciliate species in non-cyprinid fish (Kritsky and Heckmann, 2002; Mitra and Bandyopadhyay, 2005), throws new light on the biodiversity and host preference of the species (Mitra and Bandyopadhyay, 2005), and allows us to suggest a successful colonization from exotic cultured carps to native characid fish. Additionally, this is the first record of this ciliate species in Mexican fish and the second for North America, where it was previously recorded infesting the gills of carps of the species *Cyprinus carpio* in Utah, USA (Kritsky and Heckmann, 2002). Furthermore, this is the first record of ciliates of the genus *Trichodina* parasitizing native wild fishes in Mexico, since previous reports were for exotic cultured fishes (Aladro-Lubel et al., 2006).

The authors would like to thank the financial support and facilities provided by Dra. Valeria Souza to conduct samplings during 2011 and 2013 within the research project

financed by WWF-Fundación Carlos Slim Alliance, to Héctor Espinosa Pérez for the collection and identification of the fishes, to Berenit Mendoza Garfias for the SEM photographs, and Margarita Reyes Santos, Omar Lagunas Calvo, Eduardo Villalobos, and Berenice Lomeli Álvarez for technical assistance in the laboratory and field.

Literatute cited

- Aguilar-Aguilar, R., A. Martínez-Aquino, H. Espinosa-Pérez and G. Pérez-Ponce de León. 2014. Helminth parasites of freshwater fishes from Cuatro Ciénegas, Coahuila, in the Chihuahuan desert of Mexico: inventory and biogeographical implications. *Integrative Zoology* 9:328-339.
- Aladro-Lubel, M. A., R. Mayén-Estrada and M. Reyes-Santos. 2006. Listados Faunísticos de México XI. Registro actualizado de ciliados (agosto, 2004). Instituto de Biología, UNAM, D. F. 97 p.
- Albaladejo, J. D. and J. R. Arthur. 1989. Some trichodinids (Protozoa: Ciliophora: Peritrichida) from freshwater fishes imported into the Philippines. *Asian Fisheries Science* 3:1-25.
- Basson, L. and J. G. Van-As. 2006. Trichodinidae and other ciliophorans (Phylum Ciliophora). In *Fish diseases and disorders*, 2nd ed. Vol. 1: Protozoan and metazoan infections, P. T. K. Woo (ed.). CABI Publishing, London. p. 154-182.
- Basson, L. and J. G. Van As. 1994. Trichodinid ectoparasites (Ciliophora: Peritrichida) of wild and cultured freshwater fishes in Taiwan, with notes on their origin. *Systematic Parasitology* 28:197-222.
- Basson, L., J. G. Van As and I. Paperna. 1983. Trichodinid ectoparasites of cichlid and cyprinid fishes in South Africa and Israel. *Systematic Parasitology* 5:245-257.
- Dove, A. D. M. and P. J. O'Donoghue. 2005. Trichodinids (Ciliophora: Trichodinidae) from native and exotic Australian freshwater fishes. *Acta Protozoologica* 44:51-60.
- Hoffman, G. L. 1999. *Parasites of North American freshwater fishes*, 2nd ed. Cornell University Press, Ithaca. 539 p.
- Hu, Y. 2012. Ciliate ectoparasites (Ciliophora: Trichodinidae/Chilodonellidae) on gills of *Carassius auratus* from the Yangtze River, China, with the description of *Trichodina luzhoues* sp. n. *Parasitology Research* 111:433-439.
- Kazubski, S. L. and K. Migala. 1968. Urceolariidae from breeding carp *Cyprinus carpio* L. in Zabeniec and remarks on the seasonal variability of trichodinids. *Acta Protozoologica* 6:137-169.
- Khan, R. A. 2004. Disease outbreaks and mass mortality in cultured Atlantic cod, *Gadus morrhua* L., associated with *Trichodina murmanica* (Ciliophora). *Journal of Fish Diseases* 27:181-184.
- Kritsky, D. C. and R. Heckmann. 2002. Species of *Dactylogyrus* (Monogeneoidea: Dactylogyridae) and *Trichodina mutabilis* (Ciliata) infesting koi carp, *Cyprinus carpio*, during mass mortality at a commercial rearing facility in Utah, USA. *Comparative Parasitology* 69:217-218.
- Lom, J. 1958. A contribution to the systematics and morphology of endoparasitic trichodinids from amphibians, with a proposal of uniform specific characteristics. *Journal of Protozoology* 5:251-263.
- Lom, J. 1970. Observations on trichodinid ciliates from freshwater fishes. *Archiv für Protistenkunde* 112:153-177.
- Martins, M. L., N. C. Marchiori, G. Nunes and M. P. Rodrigues. 2010. First record of *Trichodina heterodontata* (Ciliophora: Trichodinidae) from Channel catfish, *Ictalurus punctatus* cultivated in Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 70:637-644.
- Minckley, W. L. 1984. Cuatro Cienegas fishes: Research review and a local test of diversity versus habitat size. *Journal of the Arizona-Nevada Academy of Science* 19:13-21.
- Mitra, A. M. and P. K. Bandyopadhyay. 2002. First record of *Trichodina japonica* Imai, Miyazaki et Nomura, 1991 and *Trichodina mutabilis* Kazubski et Migala, 1968 (Ciliophora, Trichodinidae) from Indian fishes. *Protistology* 4:121-127.
- Özer, A. 2000. The occurrence of three species of *Trichodina* (Ciliophora: Peritrichia) on *Cyprinus carpio* in relation to culture conditions, seasonality and host characteristics. *Acta Protozoologica* 39:61-66.
- Özer, A. and O. Erdem. 1998. Ectoparasitic protozoa fauna of the common carp (*Cyprinus carpio* L., 1758) caught in the Sinop region of Turkey. *Journal of Natural History* 32:441-454.
- Sleigh, M. A. 1991. The nature of Protozoa. In *Parasitic Protozoa*, 2nd ed., J. P. Kreier and J. R. Baker (eds.). Academic Press, Inc., San Diego. p. 1-53.
- Stein, B. A., L. S. Kutner, J. S. Adams (eds.). 2000. *Precious heritage: the status of biodiversity in the United States*. Oxford University Press, Oxford. 399 p.
- Van-As, J. G. and L. Basson. 1989. A further contribution to the taxonomy of the Trichodinidae (Ciliophora: Peritrichia) and a review of the taxonomic status of some fish ectoparasitic trichodinids. *Systematic Parasitology* 14:157-179.



Research note

New record of the irregular sea urchin *Rhynobrissus cuneus* (Echinoidea: Brissidae)

Nuevo registro del erizo irregular *Rhynobrissus cuneus* (Echinoidea: Brissidae)

Alejandra Martínez-Melo^{1,2✉}, Francisco Alonso Solís-Marín² y Alfredo Laguarda-Figueras²

¹Posgrado de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-305, 04510 México, D. F., Mexico.

²Laboratorio de Sistemática y Ecología de Equinodermos, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-305, 04510 México, D. F., Mexico.

✉ a.mtz.melo@gmail.com

Abstract. *Rhynobrissus cuneus* is a rare sea urchin species from the northern Atlantic Ocean. This echinoid was first described from 2 specimens collected in North Carolina, USA in 1956, and no other specimens have been reported since. We describe the external morphology of 7 specimens of *R. cuneus* collected in the state of Veracruz, Mexico in the southern Gulf of Mexico. This record extends the southern range of this species and provides further data on its habitat and bathymetric distribution. The species may eventually prove to have a wide but patchy distribution.

Key words: Spatangoida, Gulf of Mexico, SEM, distribution.

Resumen. *Rhynobrissus cuneus* es una especie rara de erizo de mar del norte del océano Atlántico. Este equinoide fue descrito a partir de 2 ejemplares recolectados en Carolina del Norte, EUA en 1956; no ha habido otros registros después de su descripción. En este trabajo se describe la morfología externa de 7 ejemplares de *R. cuneus* recolectados en el estado de Veracruz, México, al sur del golfo de México. Este registro amplía la distribución sur de esta especie y ofrece información sobre su hábitat y distribución batimétrica. Eventualmente la especie podría mostrar una distribución más amplia e irregular.

Palabras clave: Spatangoida, golfo de México, MEB, distribución.

The sea urchin genus *Rhynobrissus* Agassiz, 1872 (Echinoidea: Brissidae) includes 4 valid extant species: *R. pyramidalis* Agassiz, 1872 (type species), *R. hemiasteroides* Agassiz, 1879, *R. tumulus* McNamara, 1982 and *R. cuneus* Cooke, 1957. The first 3 are Indo-Pacific species (McNamara, 1982), while *R. cuneus* has been collected on the northern Atlantic coast of the USA in North Carolina. This genus also includes 1 fossil species, *R. daviesi* (Jain, 2002), from the Gaj Formation in India, from the early Miocene.

The holotype and paratype of *R. cuneus* are deposited in the National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington D. C. (USNM E8032, E8033). These type specimens, and 3 additional ones (USNM E8234, E8235, E36599) have remained the only known specimens of this species until now. Serafy (1979) reported *Rhynobrissus micrasteroides* from the Yucatán Channel (USNM E20413), this species was later designated the

type species of the monotypic genus *Neopneustes* Duncan, 1889 (Duncan, 1889).

Seven specimens of *Rhynobrissus cuneus* were collected during an expedition to Playa Jicacal, Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico (18°35'15" N, 95°03'06" W) at 1 m in fine sand substrate (Fig. 1). The specimens were photographed, measured and deposited in the Colección Nacional de Equinodermos, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (ICML), Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). We used Mortensen (1951) and Serafy (1979) to determine order, family and genus; and used McNamara (1982) and Cooke (1957) to identify the species.

Systematics

Order Spatangoida Claus, 1876

Family Brissidae Gray, 1855

Genus *Rhynobrissus* Agassiz, 1872

Rhynobrissus Agassiz, 1872; Clark, 1925; McNamara, 1982; Schultz, 2005.

Recibido: 19 abril 2013; aceptado: 24 enero 2014



Figure 1. Map showing the known records of *Rhynobrissus cuneus*: ■ Type locality and previous reports (Fort Macon, North Carolina, USA; 34°41'35" N, 76°40'59" W) ● New report (Playa Jicacal, Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico; 18°35'15" N, 95°03'06" W).

Diagnosis (modified from Agassiz, 1872-74: 590): test thin; outline from above diamond-shaped; vertex posterior. Paired ambulacra petaloid; odd anterior ambulacrum flush with the test. Peri-petalous fasciole present; independent anal and subanal fascioles. Spines of aboral surface short and curved; on the oral surface long, curved.

Type species: *Rhynobrissus pyramidalis* Agassiz, 1872.

***Rhynobrissus cuneus* Cooke, 1957**

[Figs. 2-6, Table 1]

Rhynobrissus cuneus Cooke, 1957: 9-12, pl. 1; Schultz, 2005: 401.

Description (modified from Cooke, 1957): horizontal outline diamond-shaped: rounded in front, widest at apical system, pointed at rear. Longitudinal outline wedge-shaped (cuneus [L.], wedge), oral surface flat, aboral surface slightly convex; apex at the rear of peripetalous fasciole

Table 1. Measurements (mm) of specimens of *Rhynobrissus cuneus*. ICML-UNAM 4.78.0. TL: total length, TW: total width, TH: total height, FW: width of the peripetalous fasciole, FL: length of the peripetalous fasciole, PL: plastron length, PW: plastron width, AH: height from oral surface to anus

	TL	TW	TH	FW	FL	PL	PW	AH
1	36.0	35.0	18.0	28.0	29.0	20.0	9.0	14.0
2	14.0	13.5	8.0	10.0	10.5	9.0	2.0	5.0
3	17.0	17.5	9.0	13.0	13.5	9.0	3.0	6.5
4	26.5	*	15.0	*	*	13.0	6.5	10.0
5	*	*	*	24.0	25.0	*	*	*
6	*	*	19.0	*	*	18.0	6.0	13.0
7	33.0	35.0	20.0	27.5	29.0	18.0	8.5	15.0

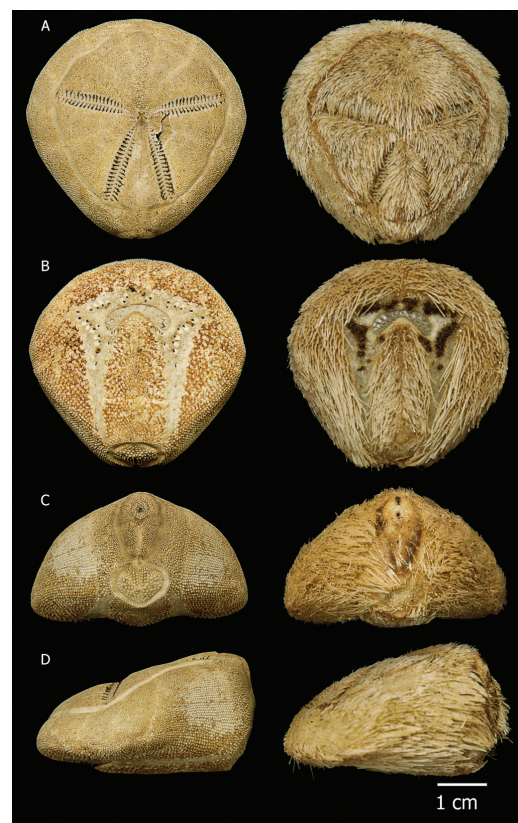


Figure 2. *Rhynobrissus cuneus* Cooke, 1857, ICML-UNAM 4.78.0. Dry, spineless specimen (left side); wet specimen with spines (right side). A, aboral view; B, oral view; C, posterior view, and D, lateral view.

(Fig. 2). The nearly central apical system is ethmolytic (i.e., the madreporite extends between and beyond the posterior ocular plates); adults with 4 genital pores. On aboral surface anterior ambulacrum not petaloid, inconspicuous, with small pores. Paired ambulacra long, straight, slightly sunken, with oval conjugate pores; reaching peripetalous fasciole. Interambulacra 2 and 3 approximately 5 times wider than ambulacra; interambulacrum 5 approximately 2 times wider than ambulacra. On oral surface, interambulacrum 5 with amphisternous plastron extending from labrum to subanal fasciole (Fig. 3). Peripetalous fasciole formula 5.5::6(7), 7::10/11 (according to Smith and Stockley, 2005). Posterior surface with oval anal fasciole, reaching from apex to half the height (formula: 5-8), where adjoins the heart-shaped subanal fasciole with brissid pattern (Smith and Stockley, 2005); subanal fasciole covers ¼ of height. Peristome strongly reniform, because of bluntly pointed labrum, covered by many movable plates, surrounded by conspicuous phyllodes. Periproct oval with sharp ends, covered by several small movable plates on top of posterior

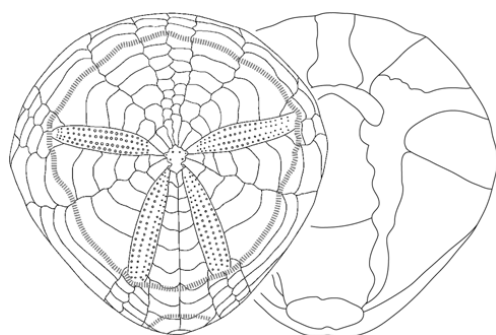


Figure 3. Schematic drawings of the aboral and oral plates of *Rhynobrissus cuneus*.

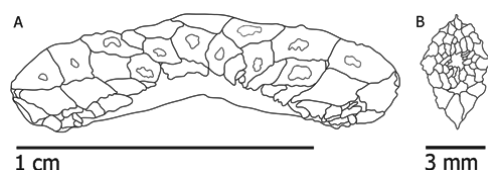


Figure 4. *Rhynobrissus cuneus*: schematic drawings of A, peristomal plates and B, periproctal plates.

surface (Fig. 4). Tubercles homogeneous on aboral surface, except for adapical end of ambulacrum III, where tubercles are almost 2 times bigger. Tubercles noticeably bigger on oral surface; phyllodes and posterior ambulacra bare. Aboral surface covered by slightly curved, hairlike, silky spines (Fig. 5); oral surface covered by spines 2 times longer than aboral spines, presenting spatulated ends (Fig. 6). No pedicellariae were found.

Type specimens: holotype USNM E8032 and paratype USNM E8033. Fort Macon Beach, North Carolina, USA (34°41'35" N, 76°40'59" W), January 1956, dry specimens washed onto the beach, no depth or habitat data.

Examined material: ICML-UNAM 4.78.0, 7 specimens (1 dry and 6 in ethanol 70%, Table 1), Playa Jicacal, Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico, Gulf of Mexico (18°35'15" N, 95°03'06" W), September 17th, 2009, 1 m depth, fine sand substrate.

Remarks. We present the first report of *Rhynobrissus cuneus* since its original description in 1957; it is also the first report of the species outside its type locality (North Carolina, USA) and the first report of the genus and species for the Gulf of Mexico.

This record extends the known distribution of *R. cuneus* hundreds of kilometers and serves to establish its depth and habitat information. The species may eventually prove to have a wide but patchy distribution.

We acknowledge Dr. Fernando Álvarez and Dr. José Luis Villalobos (Instituto de Biología, UNAM) for donating

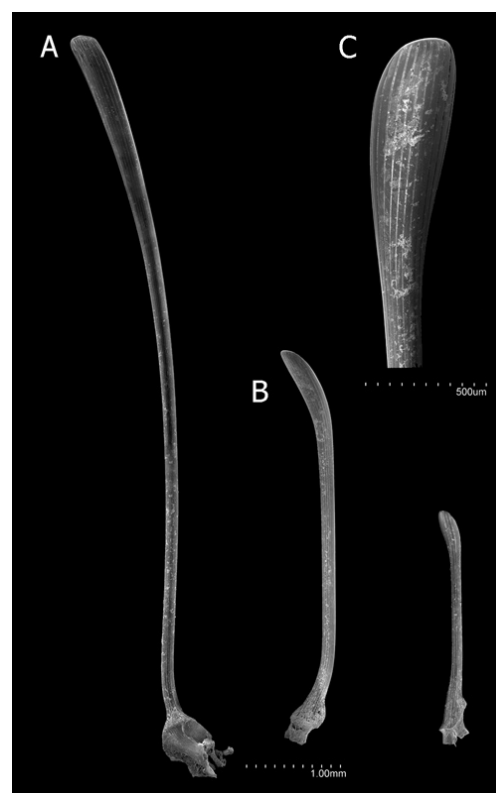


Figure 5. Spines of *Rhynobrissus cuneus* on the oral surface: A, spine from oral surface; B, 2 spines from the plastron, and C, spatulated end of oral spines.

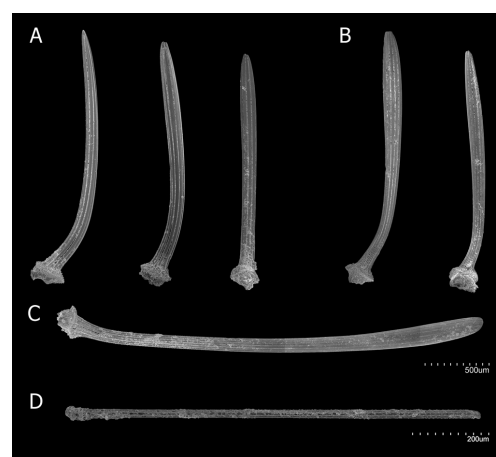


Figure 6. Spines of *Rhynobrissus cuneus* on the aboral surface: A, 3 spines from the interambulacrum in the peripetalous fasciole; B, 2 spines from the aboral surface, out of the peripetalous fasciole; C, spine from the inner side of the anal fasciole, and D, spine from the peripetalous fasciole.

the specimens. We thank M.C. Berenit Mendoza for her work on the scanning electron microscope (IB-UNAM), Biol. Viridiana Tapia (ICML-UNAM) for measuring the specimens, Erika Porras for taking images, and M.S. Kelly Walsh for the English revision. Conabio Project HA018 supported AMM and FASM during their visit to the Smithsonian Institution, Washington, D. C. Comments and suggestions by two anonymous referees substantially improved the manuscript.

Literature cited

- Agassiz, A. 1872. Preliminary notice of a few species of Echini. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology 3:55-58.
- Agassiz, A. 1872-74. Revision of the Echini. Memoirs of the Museum of Comparative Zoology 3. 744 p.
- Agassiz, A. 1878. Reports of the results of dredging, under the supervision of Alexander Agassiz, in the Gulf of México, by the United States Coast Survey Steamer "Blake". II. Report on the Echini. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology 5:181-195.
- Agassiz, A. 1878-79. Preliminary report on the Echini of the exploring expedition of H. M. S. "Challenger". Sir C. Wyville Thomson chief of civilian staff. Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences 14:190-212.
- Claus, C. F. W. 1876. Grundzüge der Zoologie. 3rd edition. N. G. Elwertsche Universitätsbuchhandlung. Marburg and Leipzig. 1254 p.
- Clark, H. L. 1925. A catalogue of the recent sea urchins (Echinoidea) in the collection of the British Museum (Natural History). The Oxford University Press, London. 250 p.
- Cooke, C. W. 1957. *Rhynobrissus cuneus*, a new echinoid from North Carolina. Proceedings of the United States National Museum 107:9-12.
- Duncan, P. M. 1889. A revision of the genera and great groups of the Echinoidea. Journal of the Linnean Society, Zoology 23:1-311.
- Gray, J. E. 1855. Catalogue of the Recent Echinida, or sea eggs, in the collection of the British Museum. Part I. Echinida Irregularia. Trustees of the British Museum, London. 69 p.
- Jain, R. L. 2002. Echinoids from the Gaj Formation (Early and Middle Miocene) of Kathiawar, Gujarat, India. Journal of the Paleontological Society of India 47:107-135.
- McNamara, K. J. 1982. A new species of the echinoid *Rhynobrissus* (Spatangoida: Brissidae) from North-West Australia. Records of the Western Australian Museum 9:349-360.
- Mortensen, T. 1951. A Monograph of the Echinoidea. V. 2. Spatangoida II. Amphisternata. II. Spatangidae, Loveniidae, Pericosmidae, Schizasteridae, Brissidae. Text. CA Reitzel. 593 p.
- Pomel, A. 1883. Classification méthodique et genera des échinides vivants et fossiles. PhD thesis. Faculté des Sciences de Paris, Paris, France. 131 p.
- Schultz, H. 2005. Sea Urchins -a guide to worldwide shallow water species. Heinke and Peter Schultz Partner, Scientific Publications. Hemdingen. 484 p.
- Serafy, D. K. 1979. Echinoids (Echinodermata: Echinoidea). Memoirs of the Hourglass Cruises 5:1-1120.
- Smith, A. B. and B. Stockley. 2005. Fasciole pathways in spatangoid echinoids: a new source of phylogenetically informative characters. Zoological Journal of the Linnean Society 144:15-35.



Nota científica

Registro de *Herpetogramma bipunctalis* (Lepidoptera: Pyralidae: Crambidae) sobre la invasora *Alternanthera philoxeroides* (Amaranthaceae) en Tamaulipas, México

Record of *Herpetogramma bipunctalis* (Lepidoptera: Pyralidae: Crambidae) on the invasive *Alternanthera philoxeroides* (Amaranthaceae) in Tamaulipas, Mexico

Manuel Lara-Villalón, Arturo Mora-Olivo[✉], Gerardo Sánchez-Ramos y José Guadalupe Martínez-Ávalos

Instituto de Ecología Aplicada, Universidad Autónoma de Tamaulipas. División del Golfo 356, Col. Libertad, 87019 Ciudad Victoria, Tamaulipas, México

✉ amorao@uat.edu.mx

Resumen. Se registra por primera vez en México a *Herpetogramma bipunctalis* (Fabricius) como agente defoliador de la maleza acuática *Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb. Los ejemplares se recolectaron en la margen mexicana del río Bravo, dentro del municipio de Matamoros, Tamaulipas. Se presentan datos sobre el desarrollo del insecto hasta su etapa adulta. *Herpetogramma bipunctalis* representa un potencial de aprovechamiento para el control biológico de ésta y otras malezas invasoras.

Palabras clave: defoliador, control biológico, maleza acuática, río Bravo.

Abstract. *Herpetogramma bipunctalis* (Fabricius) is reported for the first time in Mexico as a defoliator agent of aquatic weed *Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb. The specimens were collected in the Mexican margin of the Río Grande in the municipality of Matamoros, Tamaulipas. Data on insect development until adulthood are presented. *H. bipunctalis* represents a potential use for biological control of this and other invasive weeds.

Key words: defoliator, biological control, aquatic weed, Río Grande.

El género *Herpetogramma* Lederer incluye 108 especies, de las cuales 9 (8.3%) están restringidas a Norteamérica (Solis, 2010). De éstas, *H. bipunctalis* (Fabricius, 1794) ha sido considerada como una plaga de plantas comestibles que comprende especies de las familias Chenopodiaceae y Amaranthaceae, tales como acelgas, espinacas y amaranto (Pérez et al., 2011). Sin embargo, este defoliador también ataca fuertemente a malezas terrestres y acuáticas que causan serios problemas económicos a la agricultura, como las de los géneros *Amaranthus*, *Chenopodium* y *Alternanthera* (Allyson, 1984).

Actualmente, una de las malezas acuáticas invasoras más agresivas que existen en el mundo es *Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb. (Csurhes y Markula, 2010). Por su capacidad de reproducirse asexualmente y por su adaptación a diferentes ambientes, tanto de agua dulce como salobre (Ensbej, 2004), esta hidrófita causa serios

estrágos en los países donde ha sido introducida desde su lugar de origen en Sudamérica (Clements et al., 2011). Por este motivo, en distintas partes del mundo se han realizado investigaciones encaminadas a su control biológico (Maddox et al., 1971; Sainty et al., 1998). Alrededor de 40 insectos distintos se han registrado como asociados a *A. philoxeroides*; sin embargo, solamente 5 de ellos (ca. 13%) han sido capaces de suprimir eficazmente el desarrollo de esta maleza, entre los que se encuentra *H. bipunctalis* (Vogt, 1973).

Recientemente se registró la presencia de *A. philoxeroides* en territorio mexicano creciendo en los márgenes del río Bravo (Mora-Olivo y Sánchez-del Pino, 2014). Aunque por el momento sólo se encontraron 2 poblaciones pequeñas en el estado de Tamaulipas, es posible que esta maleza también se localice en otras entidades fronterizas como Baja California, Nuevo León y Coahuila, dada su presencia confirmada en estados colindantes de Estados Unidos de Norteamérica: California y Texas (Clemants, 2004).

Recibido: 10 julio 2013; aceptado: 29 enero 2014

Durante octubre de 2012, en la recolecta de muestras de la maleza acuática en “La Burrita”, municipio de Matamoros, Tamaulipas (25°59'25.57" N, 97°13'20.58" O, 1 m snm) (Fig. 1), detectamos que algunas hojas dobladas y dañadas contenían larvas de un insecto defoliador. Se tomaron 6 larvas huéspedes, las cuales se llevaron al Laboratorio de Zoología del Instituto de Ecología Aplicada de la Universidad Autónoma de Tamaulipas, donde se depositaron en cajas de Petri para observar el desarrollo de su ciclo biológico hasta la etapa adulta (Fig. 2).

El periodo de desarrollo de las larvas fue de 22 días (1-22/10/2012), éstas fueron clasificadas como Lepidoptera: Pyraloidea: Crambidae: Pyraustinae: Spilomelini: *Herpetogramma bipunctalis* Fabricius (1794), con base



Figura 3. Adulto de *Herpetogramma bipunctalis* obtenido en laboratorio.

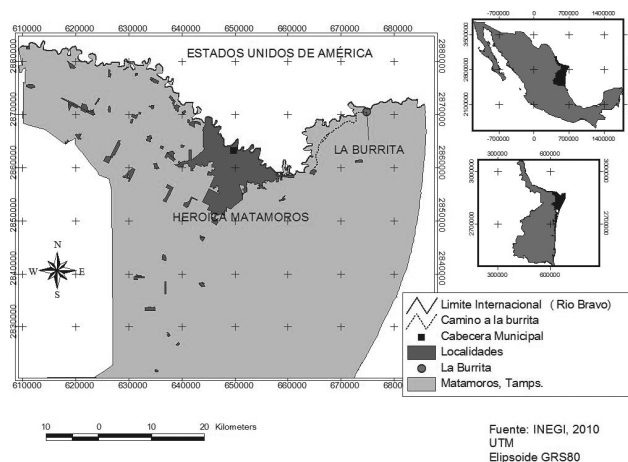


Figura 1. Localización del área de estudio “La Burrita” en la frontera México-Estados Unidos de Norteamérica.



Figura 2. Larvas de *Herpetogramma bipunctalis* alimentándose de *Alternanthera philoxeroides*.

en el trabajo de Allyson (1984). La etapa de crisálida tuvo una duración de 10-11 días (22-31/10/2012), luego llegó a la etapa de adulto (Fig. 3), con la cual se corroboró la determinación taxonómica de *H. bipunctalis*, utilizando las claves del género para Norteamérica (Solis, 2010).

Al considerar que México posee una alta cantidad de humedales naturales y artificiales, existe el peligro latente de que *A. philoxeroides* se establezca y extienda su área de distribución hacia regiones más tropicales del país como ha sido pronosticado por Julien et al. (1995). Desafortunadamente el gobierno mexicano aún no considera en su estrategia de prevención, control y erradicación (Canej, 2010) a ésta y otras malezas acuáticas invasoras de reciente introducción, como *Hygrophila polysperma* (Mora-Olivo et al., 2008). Por esta razón, es importante que a nivel estatal y federal se implemente un programa de control biológico, que incluya aspectos básicos tales como: estudios sobre la efectividad biológica herbívoro-planta, cría de insectos benéficos y la liberación de enemigos naturales como *H. bipunctalis*, la cual ha dado resultados satisfactorios en otros países como Australia (Sainty et al., 1998) y Estados Unidos de Norteamérica (Coulson, 1977).

Literatura citada

- Allyson, S. 1984. Description of last-instar larvae of 22 species of North American Spilomelini (Lepidoptera: Pyralidae: Pyraustinae) with a key to species. Canadian Entomologist 116:1301-1334.
- Canej (Comité Asesor Nacional sobre Especies Invasoras). 2010. Estrategia nacional sobre especies invasoras en México, prevención, control y erradicación. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Comisión Nacional de Áreas Protegidas, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México, D. F. 91 p.

- Clemants, S. E. 2004. *Alternanthera*. In Flora of North America: north of Mexico, vol. 4, Magnoliophyta: Caryophyllidae, part 1, Flora of North America Editorial Committee (eds.). Oxford University Press, Nueva York, p. 447-451.
- Clements, D., T. M. Dugdale y T. D. Hunt. 2011. Growth of aquatic alligator weed (*Alternanthera philoxeroides*) over 5 years in south-east Australia. *Aquatic Invasions* 61:77-82.
- Coulson, J. R. 2007. Biological control of alligatorweed, 1959-1972: a review and evaluation. USDA Technical Bulletin 1547:1-98.
- Csurhes, S. y A. Markula. 2010. Pest plant risk assessment: alligator weed *Alternanthera philoxeroides*. The State of Queensland, Department of Employment, Economic Development and Innovation. Queensland. 13 p.
- Ensbe, R. 2004. Alligator weed. Agfact P7.6.46. Second edition. NSW Agriculture. Orange, NWS. 3 p.
- Julien, M. H., B. Skarratt y G. F. Maywald. 1995. Potential geographical distribution of alligator weed and its biological control by *Agasicles hygrophila*. *Journal of Aquatic Plant Management* 33:55-60.
- Maddox, D. M., L. A. Andres, R. D. Hennessey, R. D. Blackburn y N. R. Spencer. 1971. Insects to control alligatorweed: an invader of aquatic ecosystems in the United States. *Bioscience* 21:985-991.
- Mora-Olivo, A. e I. Sánchez-del Pino. 2014. Primer registro de la maleza acuática *Alternanthera philoxeroides* (Amaranthaceae) para México. *Botanical Sciences* 92:1-4.
- Mora-Olivo, A., T. F. Daniel y M. Martínez. 2008. *Hygrophila polysperma* (Acanthaceae), una maleza acuática registrada por primera vez para la flora mexicana. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79:265-269.
- Pérez, T. B. C., A. G. Aragón, R. A. Pérez, L. R. Hernández y J. F. O. López. 2011. Estudio entomofaunístico del cultivo de amaranto (*Amaranthus hypochondriacus* L.) en Puebla, México. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 2:359-371.
- Sainty, G., G. McCorkelle y M. Julien. 1998. Control and spread of alligator weed *Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb, in Australia: lessons for other regions. *Wetlands Ecology and Management* 5:195-201.
- Solis, M. A. 2010. North American *Herpetogramma* Lederer, 1863 (Lepidoptera: Crambidae: Spilomelinae): type specimens and identity of species in the United States and Canada. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 112:451-463.
- Vogt, G. B. 1973. Exploration for natural enemies of alligator weed and related plants in South America, appendix B. In Biological control of alligatorweed, E. O. Gangstad, R. A. Scott Jr. y R. G. Cason (eds.). Technical Report 3. U. S. Army Engineer Waterways Experiment Station, Aquatic Plant Control Program. Vicksburg, Mississippi. p. 1-66.



Research note

Record of the rare oceanic salp *Helicosalpa komaii* (Tunicata: Thaliacea: Salpida) in the Northeast Pacific

Registro de una especie oceánica rara de salpa *Helicosalpa komaii* (Tunicata: Thaliacea: Salpida) en el Pacífico nororiental

Clara M. Hereu^{1✉}, Eduardo Suárez-Morales² and Bertha E. Lavaniegos³

¹Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Baja California. Carretera Tijuana-Ensenada, Km 103, 22860 Ensenada, Baja California, Mexico.

²Departamento de Ecología y Sistemática Acuática, El Colegio de la Frontera Sur. Av. Centenario, Km 5.5, 77014 Chetumal, Quintana Roo, Mexico.

³Departamento de Oceanografía Biológica, Centro de Investigación y de Educación Superior de Ensenada. Carretera Tijuana-Ensenada Km 107, 22860 Ensenada, Baja California, Mexico.

✉ chereu@uabc.edu.mx

Abstract. We report for the first time the presence of a rare salp *Helicosalpa komaii* (Ihle and Ihle-Landenberg, 1936) on the west coast of Baja California peninsula (26°52.7' N, 117°09.2' W). The single specimen recorded was a solitary zooid of 200 mm length and 90 ml of displacement volume. It was recognized by having a distinctive highly convoluted heart-shaped dorsal tubercle. The total number of muscle fibers in the solitary zooid (MI to MVII= 517) surpassed that of the other 2 known congeners supporting its identity as *H. komaii*. *H. komaii* increases to 29 the total number of salps species reported in coastal and oceanic waters off north-central Baja California (gamma diversity). We hypothesize that the presence of *H. komaii* in the study area may be the result of onshore intrusions of subtropical waters originating west-southwest of the California Current domain.

Key words: salps, marine zooplankton, pelagic tunicates, California Current, Baja California.

Resumen. Se registra por primera vez la presencia de una especie rara de salpa *Helicosalpa komaii* (Ihle y Ihle Landenberg, 1936) en la costa oeste de la península de Baja California (26°52.7' N, 117°09.2' O). El ejemplar registrado fue un zooide solitario de 200 mm longitud total y una biomasa de 90 ml (volumen desplazado). El ejemplar fue reconocido por su característico tubérculo dorsal en forma de corazón. El número total de fibras musculares en el zooide solitario (MI a MVII= 517) superó el de los otros dos congéneres conocidos, apoyando su identificación como *H. komaii*. El registro de *H. komaii* incrementó a 29 el número total de especies de salpas registradas en aguas costeras y oceánicas del centro-norte de Baja California (diversidad gamma). Nuestra hipótesis es que la presencia de *H. komaii* en el área de estudio se debe a su acarreo hacia la costa por agua subtropical procedente del oeste-suroeste del dominio de la corriente de California.

Palabras clave: salpas, zooplancton marino, tunicados pelágicos, corriente de California, Baja California.

Salps are pelagic tunicates widely distributed in all oceans, comprising the most diverse order among the thaliaceans (Van Soest, 1998). The order Salpida contains 1 family with 2 subfamilies: Cyclosalpinx Yount, 1954 including 2 genera, and Salpinx Yount, 1954 with eleven genera. Salps have wide zoogeographic distribution and the discovery of new species is considerably rare. Only a few new species have been added in the last decades

to the worldwide 44 known species (Van Soest, 1998; Govindarajan et al., 2010).

Cyclosalpinx salps of the genus *Helicosalpa* (Todaro, 1902) are among the most rarely collected. Currently, the genus contains 3 species: *Helicosalpa virgula* (Vogt, 1854), *H. younti* Kashkina 1973, and *H. komaii* (Ihle and Ihle-Landenberg, 1936), a species originally described as *Cyclosalpa komaii* (Van Soest, 2013). *Helicosalpa virgula* has the widest zoogeographic distribution and is the most frequent species reported in the genus. This large species has been recorded from different localities

Recibido: 30 marzo 2013; aceptado: 22 enero 2014

in the Mediterranean, the Atlantic Ocean and also from the Indian and the Pacific Oceans (Fig. 1). Fewer *H. younti* records exist, known only from the central Pacific, off India (Van Soest, 1974), and from Chilean waters; its aggregate zooid was recently described by Esnal et al. (1998). *Helicosalpa komaii* is the rarest species with only 1 solitary and 30 aggregates zooids recorded in the western Pacific (Komai, 1932), a single solitary zooid reported in Central Pacific waters (Yount, 1954), a chain of 8 aggregates in the Gulf of California (Madin, 1968) and 14 aggregates zooids collected in the Indian Ocean (Van Soest, 1974). There are 2 recent additional records of the species, from southwest Taiwan (Tew and Lo, 2005) and off the coast of Peru (Ayón et al., 2008). Unfortunately, neither figures nor zooid specifications were provided by these authors. Here we report the extension range of *H. komaii* in the Northeast Pacific, particularly off the coast of Baja California peninsula, Mexico.

The zooplankton sample containing the specimen of *Helicosalpa komaii* reported here was obtained during a nighttime trawl carried out on February 14, 2004 at station

120.70 (26°52.7' N, 117°9.2' W; 17.19 °C and 33.44 PSU at 10 m depth) of the research program “Investigaciones Mexicanas de la Corriente de California” (IMECOCAL, Fig. 1) (Lavaniegos et al., 2006). The zooplankton sample was collected with a Bongo net (71 cm mouth diameter, 0.5 mm mesh size) obliquely towed from 200 m depth to the surface. The zooplankton sample was preserved in a 4% formaldehyde solution buffered with sodium borate. The specimen of *H. komaii* was deposited in the collection of zooplankton at El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal, in Chetumal, Quintana Roo, Mexico (specimen catalog number ECO-CH-Z-6300).

The solitary zooid specimen of *H. komaii* collected and examined was physically damaged, since a section of the outer gelatinous tunic from the body wall was partially broken off. However, a careful handling of the organism in a wide glass container allowed a detailed observation of the main taxonomic features that distinguishes the solitary form of *H. komaii* from the other species known of the same genus: *H. virgula* and *H. younti*. Distinctive *H. komaii* taxonomic features are: the presence of 2 ventral

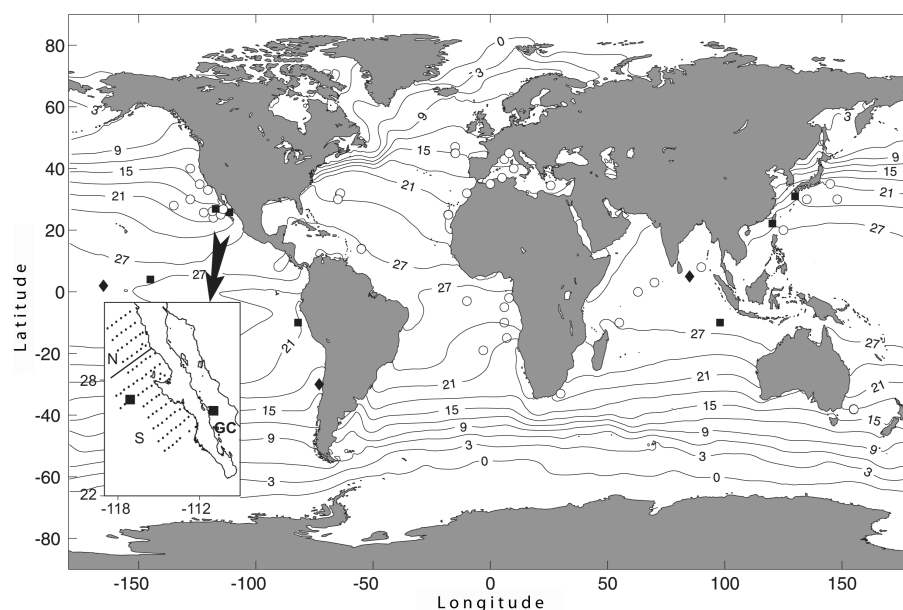


Figure 1. Worldwide records of the genus *Helicosalpa*: *H. komaii* (squares), *H. younti* (diamonds) and *H. virgula* (circles). The sampling grid off Baja California by IMECOCAL Program is detailed in lower left corner showing northern (N) and southern (S) sectors and the location of records of *H. komaii* off Baja California and in the Gulf of California (GC). Locations were obtained from: Thompson, 1948; Yount, 1954; Madin, 1968; Hubbard and Percy, 1971; Van Soest, 1974; Blackburn, 1979; Madin et al., 1996; Esnal et al., 1998; Tew and Lo, 2005; Hereu et al., 2006; Wiebe et al., 2006; Ayón et al., 2008; Weikert and Godeaux, 2008; and Lavaniegos (unpublished data). Average Sea Surface Temperature taken from WOA09 at NOAA's "Ocean Climate Laboratory" free access server (Locarnini et al., 2010).

longitudinal muscles (found only in *Helicosalpa*, absent in *Cyclosalpa*) stretching between the intermediate muscles and muscle VII, 1 dorsal longitudinal muscle, and a highly convoluted heart-shaped dorsal tubercle (Figs. 2, 3).

Another specimen corresponding to the aggregate form of the genus *Helicosalpa* was also found in the same zooplankton sample, bearing a horn-like antero-dorsal projection, which is also present in *H. virgula* and *H. younti*. The 8 mm length aggregate zooid resembled the sinistral individual of *H. komaii* (figure 6B in Komai, 1932) in the presence of a roundish postero-ventral protrusion (not tapering posteriorly into a narrow point). The dorsal tubercle was not as convoluted as described by Van Soest (1974) for the aggregate zooid of *H. komaii*. However, Esnal et al. (1998) mention that this character is variable with size, being more convoluted in larger individuals. The disposition of body muscles and number of muscles fibers were difficult to observe in this small aggregate specimen, therefore its definitive identity remains dubious and emphasis is given on the collected solitary specimen.

Only 2 other studies provide biometric measurements of the solitary form of *H. komaii*. Komai (1932) described the largest specimen known (230 mm) from Seto, Japan, and Yount (1954) described another solitary

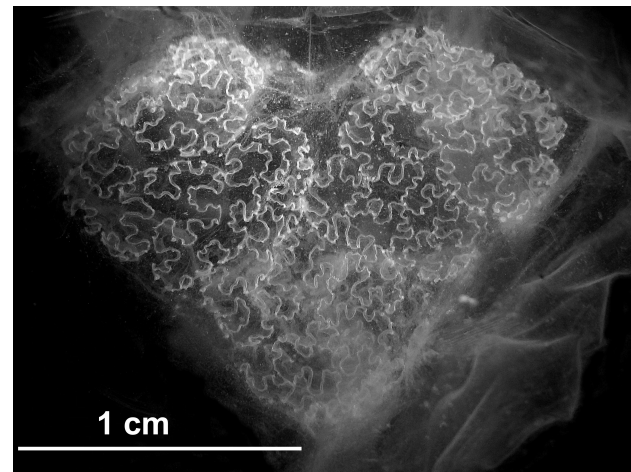


Figure 3. Heart-shaped dorsal tubercle of the solitary zooid of *Helicosalpa komaii* from off Baja California.

(94 mm) collected south of Hawaii, outlining only slight differences between his and Komai's specimen. According to Nakamura and Yount (1958), this species is among the largest salps known in the Pacific Ocean, together with *Tethys vagina* and *Salpa maxima*. We compared our specimen based on the taxonomic characters used in the 2 previous morphometric descriptions, particularly taking care of the muscle arrangement and the presence/absence of other relevant taxonomic characters.

Solitary form. The solitary specimen from Baja California was approximately 200 mm length and 60 mm height, with a biovolume of 90 mL with 6 years of preservation after collection. Body muscles with variable number of muscles fibers (from 50 to 90). Total number of muscles fibers from M I to M VII= 517. Muscles I and II conjoined near mid-dorsal line and continuing as 1 dorsal longitudinal muscle that joins M VII; it stretches backward ventrally at both sides of the body to form the paired ventral longitudinal muscles. Muscle VIII, named muscle Y in Yount (1954) description, emerges from the union of ventral longitudinal muscle with MVII, continuing dorsally as a single broad muscle (*i.e.*, non-branched as in Komai's description). Body muscles III-VI free dorsally, but fused ventrally to longitudinal muscles (Fig. 2). Oral musculature was similar to description in Yount (1954), but there is a muscle joining the posterior dorsal lip with retractor (intermediate) muscle before the latter fuses to M I dorsally, as described in Komai (1932). A conspicuous heart-shaped dorsal tubercle highly convoluted (Fig. 3). This was the main morphological feature to identify *H. komaii* at first sight. The alimentary canal had generic characteristics, extending obliquely and dorsally to gill-bar, bending posteriorly at level of M I. Two prominent caeca

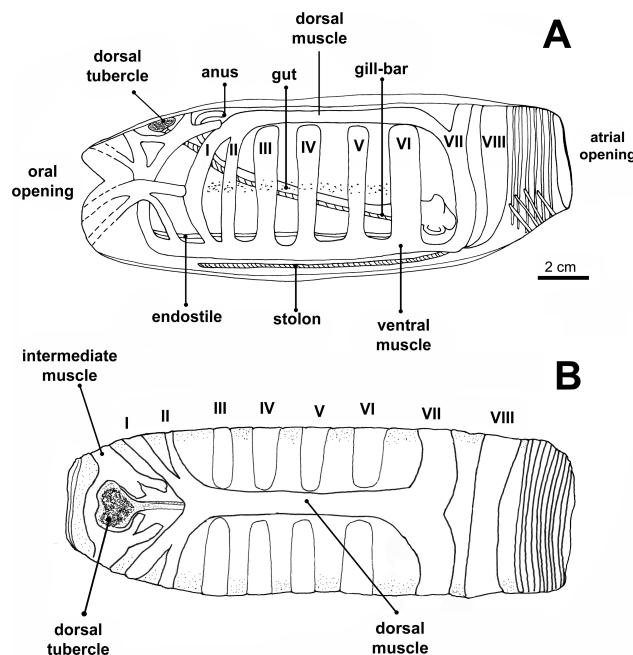


Figure 2. Schematic representation of general morphology and muscle band distribution of the solitary zooid of *Helicosalpa komaii*: A, lateral view; B, dorsal view. Muscle numbers in Roman (I to VIII) from anterior (oral) to posterior (atrial) position. Oral musculature reconstructed following Yount (1954).

are present at the opposite extreme of the intestine. A stolon is formed between muscles VI and VII and extends forward in the mid-ventral line, reaching the anterior extreme of the salp. It was not possible to determine the place where the stolon emerged to the body surface because of loosening of the tunic in this section of the body. Strobilation was evident along the stolon; however, the forming aggregates were small and their arrangement pattern along the stolon was more irregular than the one typically observed in *H. virgula* or other salp species. Atrial languets were absent, similar to the specimen described in Yount (1954), but this is an ambiguous morphological feature because atrial languets were present in the specimen described by Komai (1932).

According to previous descriptions, the species is characterized by the presence of luminous organs forming a continuous line on each side of the body. This feature was not observed in the Baja California collected specimen, but vestiges of the luminous organs were detected. Overall, these structures are not as conspicuous in *H. komaii* as they are in the other 2 species of the genus. Yount (1954) noted that they apparently are formed by sparse masses of cells. Chemical preservation and time elapsed after collection may distort the appearance of this structure (Esnal et al., 1998).

The total number of muscle fibers (M I-M VII) appears to be a taxonomic significant character to distinguish *H. komaii* from the other 2 species of the genus. This character is size and age independent and remains practically unaffected by chemical preservation (Esnal et al., 1998). Latitudinal variation in the total number of muscle fibers within a species has been reported, with an increasing number of muscle fibers from tropical to higher latitudes (Van Soest, 1975). The high number of muscles fibers determined for our specimen (517) surpasses the range known for *H. younti* (with 343 and 346 determined in 2 solitary zooids) (Esnal et al., 1998). It is also 2-fold higher than that reported in *H. virgula* whose solitary zooids have on average 264 and 218 total muscles fibers in cold and warm waters, respectively (Van Soest, 1975). Unfortunately, information on the total number of muscle fibers was not provided in the 2 previous descriptions of the solitary form of *H. komaii* and no intra-species comparison of this character is possible. We propose that this is another significant taxonomic character to identify the solitary specimen of *H. komaii*. For the aggregate zooid of the species, the average total number of muscle fibers from MI to MIV is 90 (range= 81-97), doubling that of *H. virgula* aggregates (range= 27-51; Van Soest, 1974) and similar to the upper limit of the range (65-90) reported for *H. younti* (Esnal et al., 1998).

Salp biogeography is relevant because several species

have been useful indicators of intrusions of warm oceanic waters into colder zones (Fraser, 1962; Blackburn, 1979; McAlice, 1986; Sims, 1996; Iguchi and Kidokoro, 2006). A recent study on the variability of different zooplankton groups' abundance off Baja California within the period 1998-2007 denoted a marked seasonality in several taxa including salps. This seasonality is more notorious at the southern eco-region (Fig. 1) due to a stronger influence of a tropical oceanic influx in that sector of the IMECOCAL area (Durazo et al., 2010; Lavaniegos et al., 2010). This tropical influence is more pronounced during El Niño warm years and it is reflected in shifts in the species arrangement and geographic range extensions (Jiménez-Pérez and Lavaniegos, 2004; Linacre, 2005; Lavaniegos and Ambriz-Arreola, 2012). The winter 2004, when the specimen of *Helicosalpa komaii* was collected, was followed by the moderate 2002-2003 El Niño that resulted in a zooplankton community rich in tropical species off Baja California (Lavaniegos and Ambriz-Arreola, 2012). *Helicosalpa komaii* is distributed in low and mid latitudes in the Pacific Ocean, therefore its occurrence in the offshore station in the southern Baja California waters may have resulted from intrusion of warm water from the west-southwest toward the coast. Similarly, the presence of *H. virgula* and other warm water salp species (e.g. *Thetys vagina*, *Ritteriella amboinensis*, *Thalia rhomboides*) off Oregon (Hubbard and Percy, 1971) and Baja California (Berner, 1967; Hereu et al., 2006) were associated to the onshore intrusion of tropical waters of west-southwest origin and the weakening of the cold California Current during anomalous El Niño years. The high abundance of salps and other pelagic tunicates (i.e. doliolids) in the winter of 2004, mainly in the southern eco-region, reinforces the idea of a stronger influx of tropical oceanic waters in that area (Lavaniegos et al., 2006; Durazo, 2009). The determination of salp taxonomic identity in the remaining stations off Baja California in the winter 2004 cruise will help to reinforce the hypothesis.

This is the first report of *Helicosalpa komaii* in the California Current System (CCS) and the second report in the Northeast Pacific. With this new record, the number of salp species (gamma diversity) detected in Baja California waters is increased to 29 and to 30 in the Mexican Pacific (Berner, 1967; Esnal, 1976; Hereu et al., 2006; Lavaniegos and Hereu, 2009; Hereu et al. 2010). This report provides valuable information regarding the distribution of salps in the CCS given that there are no historical records of *H. komaii* previously identified in the area, including the long term CALCOFI sampling program of more than 50 years (Berner, 1967; Blackburn, 1979; Lavaniegos and Ohman, 2003). Ecosystem changes were detected within the CCS from changes in the assemblages of pelagic tunicates

over the period 1951-2002 in Southern California waters (Lavaniegos and Ohman, 2003). No *Helicosalpa* species were listed among the salps reported in Lavaniegos and Ohman (2003), hence it is still unclear if the occurrence of *H. komaii* in this sector of the northeast Pacific is new, or if it was not detected due to other factors. The pooling of samples before enumeration of organisms, as performed in that study, affects abundance estimates of rare organisms (Ohman and Lavaniegos, 2002). Also, their study based on samples from one season (spring) and was restricted to an area north to the IMECOCAL area where *H. komaii* was found. Interestingly, most recent records of *H. virgula* off California (2003, 2004 and 2005; Lavaniegos, unpublished data) coincide with a warming trend along most part of the CCS (Mackas et al., 2006; Lavaniegos, 2009). The increased presence of *Helicosalpa* in the CCS and the process underlying this deserves further attention.

Rosa María Hernández (ECOSUR-Chetumal) deposited the specimen in the Collection of Zooplankton and provided the catalogue number. Humberto Bahena Basave (ECOSUR-Chetumal) provided the photograph of the specimen. Valuable comments from Pablo Jorgensen improved an earlier version of the manuscript. The analysis of this additional material from the IMECOCAL cruises was possible with the aid of Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (E.S.-M. grant number HC-020, 2009) and the Conacyt grant CB-129611 (for B.E. Lavaniegos). This work was completed during a post-doctoral research stay of the first author in ECOSUR-Chetumal. Two anonymous reviewers provided useful, constructive comments to improve a previous version of this contribution.

Literature cited

- Ayón, P., M. I. Ciales-Hernandez, R. Schwamborn and H. J. Hirche. 2008. Zooplankton research off Peru: a review. *Progress in Oceanography* 79:238-255.
- Berner, L. D. 1967. Distributional atlas of Thaliacea in the California Current region. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Atlas* 8. 322 p.
- Blackburn, M. 1979. Thaliacea of the California Current region: relations to temperature, chlorophyll, currents and upwelling. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report* 20:184-214.
- Durazo, R. 2009. Climate and upper ocean variability off Baja California, Mexico: 1997-2008. *Progress in Oceanography* 83:361-368.
- Durazo, R., A. M. Ramírez-Manguilar, L. Miranda and L. Soto-Mardones. 2010. Climatología de variables hidrográficas. In *Dinámica del ecosistema pelágico frente a Baja California, 1997-2007*, G. Gaxiola-Castro and R. Durazo (eds.). Instituto Nacional de Ecología, México, D. F. p. 25-57.
- Esna, G. B. 1976. Los sálpidos (Tunicata, Thaliacea) de la expedición EASTROPAC. *Physis*, Buenos Aires, sección A 35:169-182.
- Esna, G. B., O. Miranda-Eldan and A. Mujica-Retamal. 1998. New data about *Helicosalpa younti* Kashkina 1973 (Tunicata: Thaliacea), a very rare salpid species. *Bulletin of Marine Science* 62:73-79.
- Fraser, J. H. 1962. *Nature adrift: the story of marine plankton*, Dufour Editions, Philadelphia. 178 p.
- Govindarajan, A. F., A. Bucklin and L. P. Madin. 2010. A molecular phylogeny of the Thaliacea. *Journal of Plankton Research* 33:843-853.
- Hereu, C. M., B. E. Lavaniegos, G. Gaxiola-Castro and M. D. Ohman. 2006. Composition and potential grazing impact of salp assemblages off Baja California during the 1997-1999 El Niño and La Niña. *Marine Ecology Progress Series* 318:123-140.
- Hereu, C. M., B. E. Lavaniegos and R. Goericke. 2010. Grazing impact of salp (Tunicata, Thaliacea) assemblages in the eastern tropical North Pacific. *Journal of Plankton Research* 32:785-804.
- Hubbard, L. T. J. and W. G. Percy. 1971. Geographic distribution and relative abundance of Salpidae off the Oregon coast. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 28:1831-1836.
- Iguchi, N. and H. Kidokoro. 2006. Horizontal distribution of *Thetys vagina* Tilesius (Tunicata, Thaliacea) in the Japan Sea during spring 2004. *Journal of Plankton Research* 28:537-541.
- Ihle, J. E. W. and M. E. Ihle-Landenberg. 1936. *Cyclosalpa virgula* Vogt und *Cyclosalpa komaii* n. sp. *Pubblicazioni Stazione zoologica di Napoli* 16:274-283.
- Jiménez-Pérez, L. C. and B. E. Lavaniegos. 2004. Changes in dominance of copepods off Baja California during the 1997-1999 El Niño and La Niña. *Marine Ecology Progress Series* 277:147-165.
- Komai, T. 1932. On some salps occurring in the vicinity of Seto with remarks on the enantiomorphism found in some aggregated forms. *Memoirs of the College of Science, Kyoto Imperial University, Series B* 8:65-80.
- Lavaniegos, B. E. 2009. Influence of a multiyear event of low salinity on the zooplankton from Mexican eco-regions of the California Current. *Progress in Oceanography* 83:369-375.
- Lavaniegos, B. E., I. Ambriz-Arreola, C. M. Hereu, J. L. Cadena-Ramírez and P. García-García. 2010. Variabilidad estacional e interanual del zooplancton. In *Dinámica del ecosistema pelágico frente a Baja California, 1997-2007*, G. Gaxiola-Castro and R. Durazo (eds.). Instituto Nacional de Ecología, México, D. F. p. 87-126.
- Lavaniegos, B. and I. Ambriz-Arreola. 2012. Interannual variability in krill off Baja California in the period 1997-2005. *Progress in Oceanography* 97-100:164-173.
- Lavaniegos, B. E., J. L. Cadena-Ramírez, D. L. Sánchez, P. García-García and I. Ambriz-Arreola. 2006. Zooplankton biomass and structure off the western coast of Baja California during 2004 (IMECOCAL cruises 0402, 0404, 0407, 0410),

- Technical report. Biomasa y estructura del zooplankton frente a la costa occidental de Baja California durante 2004 (Cruceros IMECOCAL 0402, 0404, 0407, 0410), Technical report. Departamento de Oceanografía Biológica, ed. CICESE, Ensenada. 61 p.
- Lavaniegos, B. E. and C. M. Hereu. 2009. Seasonal variation in hyperiid amphipod abundance and diversity and influence of mesoscale structures off Baja California. *Marine Ecology Progress Series* 394:137-152.
- Lavaniegos, B. E. and M. D. Ohman. 2003. Long-term changes in pelagic tunicates of the California Current. *Deep-Sea Research II* 50:2473-2498.
- Linacre, L. 2005. Community structure of euphausiids in the southern part of the California Current during October 1997 (El Niño) and October 1999 (La Niña). *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report* 45:126-135.
- Locarnini, R. A., A. V. Mishonov, J. I. Antonov, T. P. Boyer, H. E. Garcia, O. K. Baranova, M. M. Zweng, and D. R. Johnson. 2010. World ocean atlas 2009, Volume 1: temperature. *In* NOAA Atlas NESDIS 68, S. Levitus (ed.). U.S. Government Printing Office, Washington, D. C. p. 1-184.
- Mackas, D. L., W. T. Peterson, M. D. Ohman and B. E. Lavaniegos. 2006. Zooplankton anomalies in the California Current system before and during the warm ocean conditions of 2005. *Geophysical Research Letters* 33(L22S07):1-7.
- Madin, L. P. 1968. Field studies on the biology of salps (Tunicata: Thaliacea). Theses, University of California, Davis. 203 p.
- Madin, L. P., P. Kremer and S. Hacker. 1996. Distribution and vertical migration of salps (Tunicata, Thaliacea) near Bermuda. *Journal of Plankton Research* 18:747-755.
- McAlice, B. J. 1986. Occurrence of *Thetys vagina* Tilesius (Tunicata, Thaliacea) on the coast of Maine. *Bulletin of Marine Science* 39:717-718.
- Nakamura, E. L. and J. L. Yount. 1958. An unusually large salp. *Pacific Science* 12:181.
- Ohman, M. D. and B. E. Lavaniegos. 2002. Comparative zooplankton sampling efficiency of a ring net and bongo net with comments on pooling of subsamples. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report* 43:162-173.
- Sims, D. W. 1996. A rare record of the salp, *Thetys vagina* (Tunicata: Thaliacea) from western Scottish waters. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 76:833-834.
- Tew, K. S. and W. T. Lo. 2005. Distribution of Thaliacea in SW Taiwan coastal water in 1997, with special reference to *Doliolum denticulatum*, *Thalia democratica* and *T. orientalis*. *Marine Ecology Progress Series* 292:181-193.
- Thompson, H. 1948. Pelagic tunicates of Australia. Commonwealth Council for Scientific and Industrial Research, Melbourne. p. 1-196.
- Van Soest, R. W. M. 1974. Taxonomy of the subfamily Cyclosalpinae Yount, 1954, with descriptions of two new species. *Beaufortia* 22:17-55.
- Van Soest, R. W. M. 1998. The cladistic biogeography of salps and pyrosomas. *In* The biology of pelagic tunicates, Q. Bone (ed.). Oxford University Press, Oxford. p. 231-249.
- Van Soest, R. 2013. *Helicosalpa komaii* (Ihle and Ihle-Landenberg, 1936). Accessed through: World Register of Marine Species: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=266539>; last access: 21.I.2013.
- Weikert, H. and J. Godeaux. 2008. Thaliacean distribution and abundance in the northern part of the Levantine Sea (Crete and Cyprus) during the eastern Mediterranean climatic transient, and a comparison with the western Mediterranean basin. *Helgolander Marine Research* 62:377-387.
- Wiebe, P., L. Madin, F. Pagès, D. Lindsay, H. Ø. Hansen, S. Panampunnayil, M. Angel, H. Matsuura, M. Kuriyama, A. Cornils, R. Hopcroft, C. D. Vargas, S. Watanabe, Y. Ujjié, H. Liu, B. Costas, T. Sutton, C. B. L. Devi, R. Jennings, P. B. Lona, B. Ortman, E. Unal, L. B. Bercial, N. Copley, C. Li, J. Catron and D. Allison. 2006. RV/Ronald H. Brown Cruise 06-03 to the Western Subtropical and Tropical North Atlantic, 10 April to 30 April, 2006. A Census of Marine Zooplankton (CMarZ) Report, <http://www.cmarz.org>; last access: 22.II.2010.
- Yount, J. L. 1954. The taxonomy of the Salpidae (Tunicata) of the central Pacific Ocean. *Pacific Science* 8:276-330.



Nota científica

Nuevo registro de *Dactyloscopus amnis* (Perciformes: Dactyloscopidae) (miraestrellas) para el estado de Jalisco, México

New record of *Dactyloscopus amnis* (Perciformes: Dactyloscopidae) (stargazer) for the State of Jalisco, Mexico

Norman Mercado-Silva[✉] y Luis Manuel Martínez-Rivera

¹Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Centro Universitario de la Costa Sur, Universidad de Guadalajara. Av. Independencia Nacional 151, 48900, Autlán de Navarro, Jalisco, México.

✉ normanmercado@yahoo.com

Resumen. Se aporta el primer registro del pez miraestrellas de tipo eurihhalino *Dactyloscopus amnis* para las aguas continentales de Jalisco, México; basado en un ejemplar capturado en la cuenca del río San Nicolás. Se amplía la información relativa al hábitat y fauna asociada.

Palabras clave: peces eurihhalinos, Blennioidei, peces mexicanos.

Abstract. The first record of euryhaline stargazer fish *Dactyloscopus amnis* is reported for the inland waters of Jalisco, Mexico, on the basis of a specimen collected in the Río San Nicolás. We present information on the habitat and associated fauna for the species.

Key words: euryhaline fishes, Blennioidei, mexican fishes.

El pez miraestrella *Dactyloscopus amnis* (Miller y Briggs 1962) es una especie eurihhalina distribuida desde el litoral suroccidental del golfo de California, estado de Sinaloa hasta Panamá (Castro-Aguirre et al., 1999). En México, la especie ha sido recolectada en la desembocadura del río Presidio, Sinaloa; el río Balsas, Michoacán; la laguna de Coyuca y el río Papagayo, Guerrero; el río Verde, Oaxaca, y el estero de Cuyacán y el río Suchiate, Chiapas (Castro-Aguirre et al., 1999; Dawson, 1975; GBIF, 2013).

Dactyloscopus amnis es la única especie dentro de la familia Dactyloscopidae, integrada por 9 géneros y 48 especies, que tiene características eurihhalinas (Miller et al., 2005; Hastings y Springer, 2009). Los miembros de la familia Dactyloscopidae son generalmente peces pequeños y alargados que habitan enterrados en ambientes arenosos en los trópicos. Comúnmente se les conoce como “miraestrellas”, pues la posición y orientación de sus ojos es dorso-lateral y sobresalen, en ocasiones junto con la cabeza, de la arena, donde el resto del cuerpo se encuentra enterrado. Otros miembros de la familia habitan a lo largo

de las regiones costeras en ambas vertientes de la América Tropical (Doyle, 1998; Miller et al., 2005).

La especie *Dactyloscopus amnis* se caracteriza por tener la siguiente combinación de caracteres: una aleta dorsal integrada por 2-4 espinas libres, seguidas de 9-11 espinas conectadas y 24-25 radios; 44-46 escamas en línea lateral con un segmento horizontal de la línea lateral consistente de 11-13 escamas; 11-12, u ocasionalmente 10 o 13 escamas transversales; 10-16 fimbrias operculares; y 12-16 y 16-20 papilas en los labios superior e inferior, respectivamente (Miller y Briggs, 1962). Su coloración es de tipo críptica con 10 a 12 manchas en forma de cruz a lo largo del dorso blanquecino (Miller y Briggs, 1962). Posee ojos ligeramente pedunculados y una boca casi vertical con dientes cónicos en 2 series (Fig. 1). Más detalles acerca de la diagnosis de la especie pueden encontrarse en Miller y Briggs (1962). Los individuos en Dactyloscopidae tienden a ser sexualmente monomórficos (Neat y Lengkeek, 2009). La especie tiene una categoría de baja prioridad “least concern” según la IUCN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza, por sus siglas en inglés) (Hastings y Dominici-Arosemena, 2010) y no está catalogada en la lista de especies en peligro en México (Semarnat, 2010). Pese a esto, a mediados de la

Recibido: 02 septiembre 2013; aceptado: 15 enero 2014

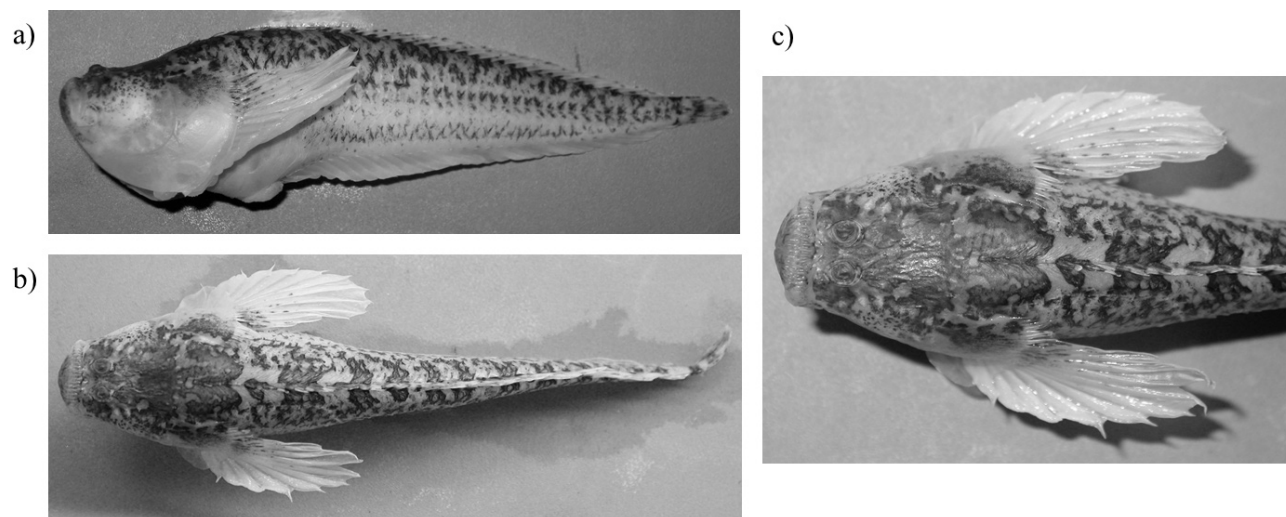


Figura 1. *Dactyloscopus amnis* (Pisces: Dactyloscopidae) del río San Nicolás, Jalisco, México. El individuo tiene una longitud total de 116 mm; a, vista lateral; b, vista dorsal; c, acercamiento del área de la cabeza. Fotografías por N. Mercado-Silva y W. H. Brandenburg.

década de 1970, Dawson (1975) sugería que la desaparición y modificación de hábitats costeros y estuarinos serían factores de riesgo para la conservación de la especie; sin duda estas modificaciones han aumentado en el presente.

El registro que aquí nos ocupa para *D. amnis* en las aguas de Jalisco se ubica en las coordenadas 105.156639° de longitud oeste y 19.67033° de latitud norte, sobre el afluente principal del río San Nicolás (Fig. 2). Este sitio se ubica aproximadamente a 8.7 km río arriba de la desembocadura del río San Nicolás al océano Pacífico. El sitio de colecta se ubica río arriba del puente en la carretera federal 200 que conecta a las ciudades de Puerto Vallarta, Jalisco y Manzanillo, Colima, que cruza al río San Nicolás, aproximadamente a 4 km al este de la localidad de José María Morelos, Jalisco.

El individuo de *D. amnis* fue recolectado el 4 de mayo de 2013, aproximadamente a las 8:00 h, utilizando un equipo de electropesca de mochila (ETS Electrofishing®, modelo ABP-3) y redes de cuchara. El individuo tiene una longitud total de 116 mm (longitud patrón= 105 mm), lo que le ubica como uno de los ejemplares de mayor longitud capturados para la especie (Dawson, 1975). El ejemplar, fijado en formaldehído al 10%, se encuentra depositado en la Colección Nacional de Peces de la Universidad Nacional Autónoma de México, bajo el número de catálogo: CNPE-IBUNAM 18331. Los parámetros físico-químicos del agua previos al momento de la recolecta fueron medidos utilizando un equipo multiparamétrico YSI 80®. Los valores obtenidos fueron los siguientes: porcentaje de saturación de oxígeno (%)= 64.9; concentración de oxígeno

disuelto (mg/l)= 5.49; conductividad eléctrica (μ S)= 272; temperatura ($^{\circ}$ C)= 23.9 y salinidad (ppm)= 0.1. La fecha de colecta corresponde a la temporada de secas. El sitio de muestreo en el río San Nicolás presentó una anchura y profundidad promedio de 20 m y 0.4 m, respectivamente. El agua era generalmente clara, permitiendo ver claramente el fondo del río. El gasto en el río San Nicolás en fechas próximas a la recolecta (junio de 2013) fue de 0.03 m³/s. El individuo fue recolectado en la parte media del canal sobre un sustrato de arenas gruesas, en aguas con velocidad entre 0.0-0.3 m/s. Otras especies capturadas en ese mismo sitio fueron *Awaous banana*, *Sicydium multipunctatum*,



Figura 2. Mapa que indica los sitios donde se ha registrado a *Dactyloscopus amnis* (Perciformes: Dactyloscopidae) en México (puntos negros) y el nuevo registro (punto claro) para *D. amnis* en la cuenca del río San Nicolás, Jalisco. Datos para registros distintos al que se ubica para el río San Nicolás provenientes de Castro-Aguirre et al. (1999); Dawson (1975) y GBIF (2013).

Caranx sp., *Gobiomorus polylepis*, *G. maculatus*, *Eleotris picta*, *Gobiesox fluviatilis*, *Agonostomus monticola*, *Mugil curema* y *Citharichthys gilberti*.

Con base en la literatura disponible para otras especies dentro del género, se sugiere que *D. amnis* es una especie carnívora, alimentándose de peces y macroinvertebrados, especialmente crustáceos, y que es una especie ovípara que presenta cuidado parental (Doyle, 1998; Herrera et al., 2007; Teixeira et al., 2013). Los miembros de la familia Dactyloscopidae se caracterizan por presentar una respiración que se ayuda de una bomba branquióstega que se utiliza para lograr la circulación de agua a través de las branquias, aun cuando el individuo puede estar enterrado bajo la arena (Doyle, 1998; Jonna, 2003). No se conoce otra información acerca de la biología y ecología de *D. amnis* y se hace énfasis sobre la importancia de generar información a este respecto a lo largo de su ámbito de distribución.

Se agradece el financiamiento de World Wildlife Fund (WWF)-Universidad de Guadalajara para el desarrollo de este trabajo de campo, mediante el proyecto Acuerdo ON49. También se agradece el apoyo recibido del Departamento de Ecología y Recursos Naturales del Centro Universitario de la Costa Sur-Universidad de Guadalajara; a L. Snyder y W. H. Brandenburg en el Museum of Southwestern Biology, Universidad de Nuevo México, EUA. A. Montes de Oca C., P. Gordon L., L. D. Huerta y L. I. Íñiguez-Dávalos, colaboraron con los esfuerzos de campo y otros apoyos.

Literatura citada

- Castro-Aguirre, J. L., H. Espinosa-Pérez y J. J. Schmitter-Soto. 1999. Ictiofauna estuarino-lagunar y vicaria de México. Limusa, México, D. F. 711 p.
- Dawson, C. E. 1975. Studies on eastern Pacific sand stargazers (Pisces: Dactyloscopidae) 2. Genus *Dactyloscopus*, with descriptions of new species and subspecies. Natural History Museum of Los Angeles County Science Bulletin 22:1-61.
- Doyle, K. D. 1998. Phylogeny of the sand stargazers (Dactyloscopidae: Blennioidei). Copeia 1:76-96.
- GBIF (Global Biodiversity Information Facility). 2013. Actualización y enriquecimiento de las bases de datos del proyecto de evaluación y análisis geográfico de la diversidad faunística de Chiapas. Data Portal: <http://data.gbif.org/datasets/resource/13301>; última consulta: 26.VIII.2013.
- Hastings, P. A. y V. G. Springer. 2009. Systematics of the Blennioidei and the included families Dactyloscopidae, Chaenoscopidae, Clinidae and Labrisomidae. In The biology of blennies, R. A. Patzner, E. J. Gonçalves, P. A. Hastings y B. G. Kapoor (eds.). Science Publishers, Enfield (NH). p. 3-30.
- Hastings, P. y A. Dominici-Arosemena. 2010. *Dactyloscopus amnis*. IUCN 2013. IUCN Red List of threatened species; <http://www.iucnredlist.org/details/183544/0>; última consulta: 26.VIII.2013.
- Herrera, G. A., A. Llanos-Rivera y M. F. Landaeta. 2007. Larvae of the sand stargazer *Sindoscopus australis* and notes on the development of Dactyloscopidae (Perciformes: Blennioidei). Zootaxa 1401:63-68.
- Jonna, R. 2003. Dactyloscopidae (On-line): Animal diversity web. <http://animaldiversity.ummz.umich.edu/accounts/Dactyloscopidae/>; última consulta: 23.VIII.2013.
- Miller, R. R. y J. C. Briggs. 1962. *Dactyloscopus amnis*, a new sand stargazer from rivers of the Pacific slope of southern Mexico. Occasional Papers of the Museum of Zoology University of Michigan Ann Arbor 627:1-11.
- Miller, R. R., W. L. Minckley y S. R. Norris. 2005. Freshwater fishes of Mexico. The University of Chicago Press, Chicago. 559 p.
- Neat, F. y W. Lengkeek. 2009. Sexual selection in Blennies. In The biology of blennies, R. A. Patzner, E. J. Gonçalves, P. Hastings y B. G. Kapoor (eds.). Science Publishers, Enfield (NH). p. 249-278.
- Semarnat (Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación. 30 de diciembre de 2010, Segunda Sección. México, D. F.
- Teixeira, R. L., E. H. De Barros, R. B. Ferreira, R. M. C. Melo y L. F. Salvador. 2013. Life history traits of the sand stargazer *Dactyloscopus tridigitatus* (Teleostei: Blennioidei) from south-eastern Brazilian coast. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 93:397-403.



Nota científica

Nuevo registro de *Lagodon rhomboides* (Pisciformes: Sparidae) como hospedero de *Cymothoa excisa* (Isopoda: Cymothoidae) en la costa noroeste de la península de Yucatán

A new record of *Lagodon rhomboides* (Pisciformes: Sparidae) as a host of *Cymothoa excisa* (Isopoda: Cymothoidae) in the northwestern coast of the Yucatán Peninsula

José Luis Bonilla-Gómez¹, Alejandro Ramírez-Rojas², Maribel Badillo-Alemán³ y Xavier Chiappa-Carrara^{3✉}

¹Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. Circuito exterior s/n, Ciudad Universitaria, 04510 México, D. F., México.

²Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México. Circuito exterior s/n, Ciudad Universitaria, 04510 México, D. F., México.

³Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México-Sisal, Puerto de Abrigo s/n, 97365 Sisal, Yucatán, México.

✉ chiappa@unam.mx

Resumen. Se registra por primera vez la incidencia del isópodo *Cymothoa excisa* como parásito del pez sargo *Lagodon rhomboides* y se muestra la influencia de parasitismo en el crecimiento de *L. rhomboides* obtenidos en La Carbonera, una laguna costera tropical del noroeste de la península de Yucatán, México. Se recolectó un total de 448 ejemplares entre abril de 2009 y marzo de 2010. Se obtuvieron 28 individuos parasitados con el isópodo con una tasa de prevalencia general del 6.2%. Adicionalmente, se obtuvo la relación peso-longitud ($P = a L^b$) tanto en los peces parasitados como en los no parasitados. Los parámetros a y b fueron diferentes ($p < 0.05$) entre los peces no parasitados ($a = 0.00003$; $b = 2.91$) y parasitados ($a = 0.0005$; $b = 2.31$). La presencia del isópodo parásito afecta el crecimiento de *L. rhomboides*, lo cual indica que *C. excisa* es un factor de riesgo para las poblaciones de ésta y otras especies de peces en el área de estudio.

Palabras claves: parasitismo, relación peso-longitud.

Abstract. This study reports for the first time the pinfish, *Lagodon rhomboides*, as a host of the isopod *Cymothoa excisa*, and shows the influence of parasitism in the morphometric growth of the pinfish obtained from La Carbonera, a tropical coastal lagoon on the northwestern coast of the Yucatán Peninsula, Mexico. A total of 448 pinfish were collected between April 2009 and March 2010. Twenty-eight individuals were found to host the parasite, with a prevalence of 6.2%. Additionally, we obtained the length-weight relationships ($W = a L^b$) between individuals with parasites ($a = 0.0005$; $b = 2.31$) and those without ($a = 0.00003$; $b = 2.91$). Parameters a and b differed between groups ($p < 0.05$). The population of *L. rhomboides* is affected by the presence of the isopod parasite, *C. excisa*; differences in the length-weight relationship indicates that *C. excisa* is a risk factor for this and other fish species in the study area.

Key words: parasitism, length-weight relationship.

Los isópodos están asociados con muchas especies de peces de importancia comercial alrededor del mundo y causan pérdidas económicas a las pesquerías (Bunkley-Williams et al., 2006). La presencia de los isópodos parásitos tiene un efecto negativo en la fisiología del

hospedero reduciendo significativamente el crecimiento (Bashirullah, 1991; Bunkley-Williams y Williams, 1999). El hospedero y el lugar de fijación pueden ser específicos para cada género o especie de isópodo parásito y en algunas especies protándricas, la presencia de una hembra adulta inhibe la transformación de una pareja con fines reproductivos (Kensley y Schotte, 1989). El género *Cymothoa*, miembro de la familia Cymothoidae, comprende

Recibido: 11 febrero 2013; aceptado: 16 octubre 2013

especies hermafroditas protándricas de isópodos, en su mayoría, ectoparásitos de peces (Bunkley-Williams et al., 1999). *Cymothoa excisa* Perty, 1833 es un parásito de baja especificidad presente en al menos 9 especies de peces en el Caribe (Weinstein y Heck, 1977; Ortiz y García, 1978; Kensley y Schotte, 1989; Williams et al., 1994; Bunkley-Williams y Williams, 1998; Bunkley-Williams et al., 1998; Bunkley-Williams et al., 2006) y 4 en el golfo de México (Joy, 1976; Williams y Williams, 1978; Williams, 2012).

Lagodon rhomboides Linnaeus, 1766 es un miembro de la familia Sparidae conocido coloquialmente como pez sargo y localmente como “xlavita” (en maya). Es dominante en zonas asociadas a praderas de vegetación sumergida y manglares en las costas y lagunas costeras de Yucatán (Canto-Maza y Vega-Cendejas, 2008), por lo que se han realizados varios estudios en los que se analiza el crecimiento poblacional de *L. rhomboides* en varias localidades del golfo de México (Nelson, 1998, 2002; Shervette et al., 2007; Bonilla-Gómez et al., 2011; Vega-Cendejas et al., 2012). Sin embargo, sólo existe un registro de parasitismo por el isópodo *Lironeca ovalis* en la bahía Choctawhatchee, Florida (Williams y Williams, 1978).

En este trabajo se registra por primera vez la presencia del isópodo *C. excisa* como parásito de *L. rhomboides* en la laguna costera de La Carbonera, al noroeste de la península de Yucatán. Además, se describen los efectos de la presencia parasitaria de *C. excisa* sobre la relación peso-longitud de los peces.

Los ejemplares de *L. rhomboides* fueron recolectados durante el día entre abril 2009 y marzo 2010 en La Carbonera, una laguna costera cárstica tropical en la costa noroeste de la península de Yucatán, México (21°13'-21°14' N, 89°52'-89°54' O) (Fig. 1). Los especímenes fueron capturados con una red de cerco de 40 m de largo con una caída de 1 m y 1.27 cm de apertura de la malla (Permiso de Pesca de Fomento núm. DGOPA/04031/310510.1940) en 9 estaciones a lo largo de la laguna. El área de muestreo en cada estación fue de 400 m² y la red fue arrastrada una sola vez. Todos los lugares fueron muestreados dentro de un periodo de 6 h durante la marea alta en el mismo día. Los especímenes recolectados fueron colocados en hielo y separados en parasitados y no parasitados, para ser fijados en formaldehído (4%) y preservados en alcohol (70%). En el laboratorio fueron identificados, medidos ($Lt \pm 0.1$ mm) y se pesaron ($P \pm 0.01$ g). Se realizó la extracción de los parásitos presentes en la cavidad bucal de los peces, por medio de un corte en la zona lateral del pez sobre las branquias y los ejemplares fueron preservados en alcohol (70%). Se identificaron los isópodos, se definió el sexo y se registró la longitud del caparazón.

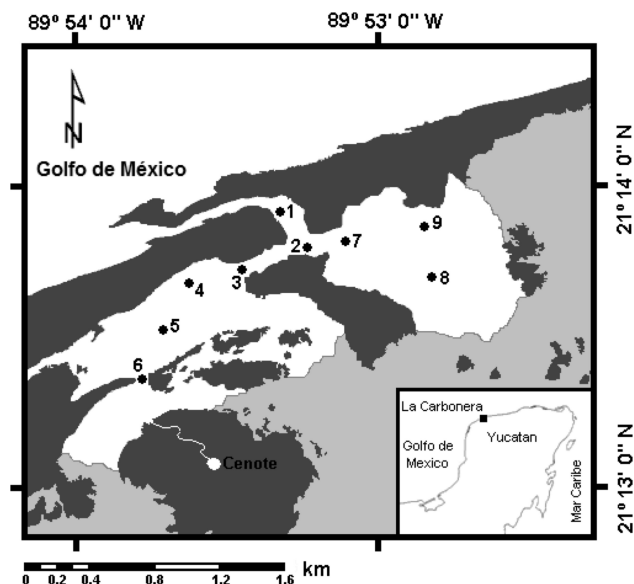


Figura 1. Mapa de ubicación de la laguna de La Carbonera, Yucatán, México, con las estaciones de muestreo. El contorno corresponde a la extensión máxima del espejo de agua en la estación lluviosa, las zonas grises corresponden al humedal y las zonas negras son parches de manglares. La laguna tiene aportes de agua dulce provenientes de cenotes.

La prevalencia se obtuvo como el porcentaje de presencia de *C. excisa* en el hospedero considerando el sexo del parásito y se calcularon los intervalos de confianza ($IC_{95\%}$) de este parámetro (Bush et al., 1997) de acuerdo con Newcombe (1998). Se analizaron las diferencias en la prevalencia considerando las clases de talla de los peces y se cuantificó la relación entre la talla del hospedero y la del parásito. Se obtuvieron los parámetros de la relación peso-longitud $P = a L^b$ tanto del grupo de peces parasitados como de los no parasitados, donde P es el peso (g), L es la longitud total (cm), a y b son el coeficiente y el exponente de la función potencial (Froese, 2006). Se realizó una prueba de *t*-Student para probar la significancia entre los valores de a y b de cada grupo.

De un total de 448 individuos, 28 presentaron al isópodo *C. excisa* adherido a la lengua y las branquias, en muchos casos ocupando toda la cavidad bucal (Fig. 2). El intervalo de tallas de *L. rhomboides* no parasitados fue de 21 a 192 mm, mientras que los peces parasitados se ubicaron entre 89 y 165 mm. Si bien, la prevalencia total del parásito es del 6.2% ($IC_{95\%}$ 4% - 9%) al considerar sólo las tallas adultas (> 90 mm) de los peces, este porcentaje se elevó al 17% ($IC_{95\%}$ 12% - 23%). Los valores del exponente b y del factor de condición fueron diferentes entre peces no parasitados ($a = 0.00003$; $b = 2.91$) y parasitados ($a = 0.0005$; $b = 2.31$) (Fig. 3). La presencia de *C. excisa* provoca que

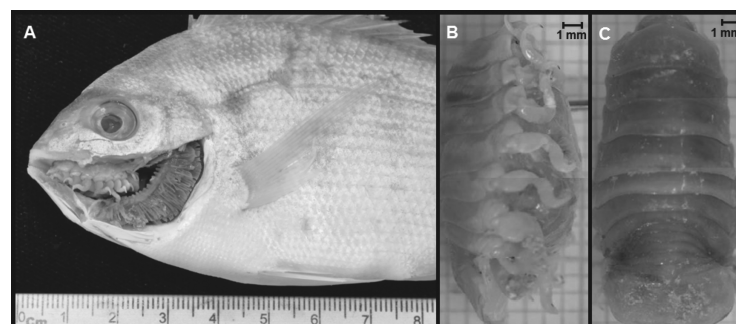


Figura 2. A, hembra de *Cymothoa excisa* adherida a la lengua y parte inferior de las branquiespinas de un pez sargo *Lagodon rhomboides*, recolectado en la laguna La Carbonera, Yucatán, México. B, vista lateral y C, dorsal, de una hembra de *Cymothoa excisa*.

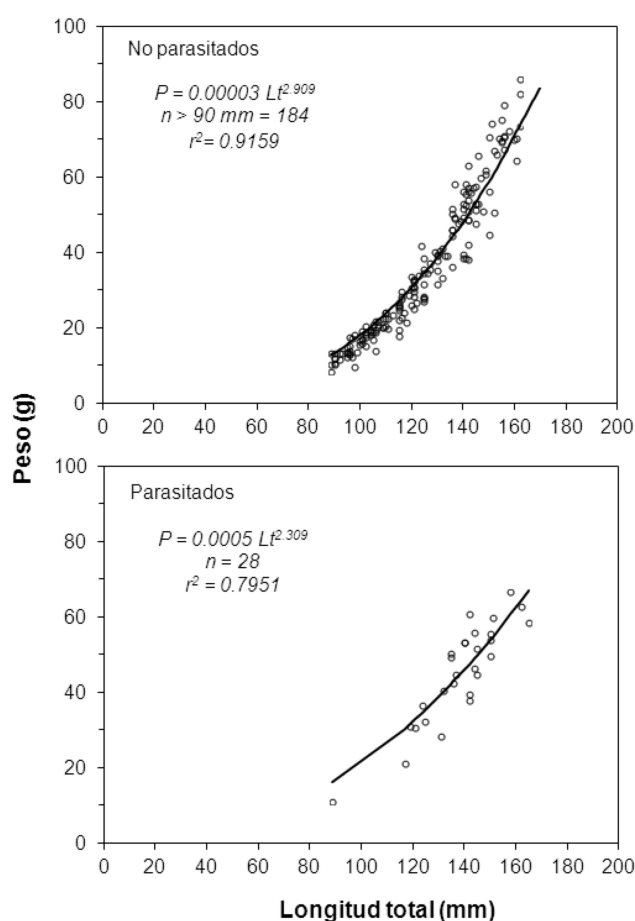


Figura 3. Relaciones peso-longitud de *Lagodon rhomboides* no parasitados y parasitados por *Cymothoa excisa*.

peces de tallas similares alcancen un menor peso.

Los isópodos parásitos pueden estar presentes como hembras solitarias, machos solitarios o ambos sexos en un

mismo hospedero. En el caso de *L. rhomboides*, la mayor ocurrencia de *C. excisa* corresponde a hembras solitarias, seguida de la de ambos sexos presentes en la cavidad bucal y, finalmente, por los machos solitarios (Fig. 4). Se encontró una relación significativa entre la longitud total hospederos y la longitud total de los isópodos hembras ($r^2 = 0.6833$; $p < 0.05$) (Fig. 5). El tamaño de las hembras de *C. excisa* está positivamente relacionado con el tamaño de los hospederos, mientras que la longitud de los machos no está relacionada con esta variable. Williams (2012) menciona una tendencia similar en el caso de este isópodo parasitando a *Micropogonias undulatus* en las costas de Texas. La presencia de *C. excisa* en su fase adulta, especialmente de las hembras, es mayor en peces con un tamaño mayor a los 120 mm. Bowman (1960) señala que los miembros de Cymothoidae no son hemófagos y la presencia de los parásitos no suele producir horadación

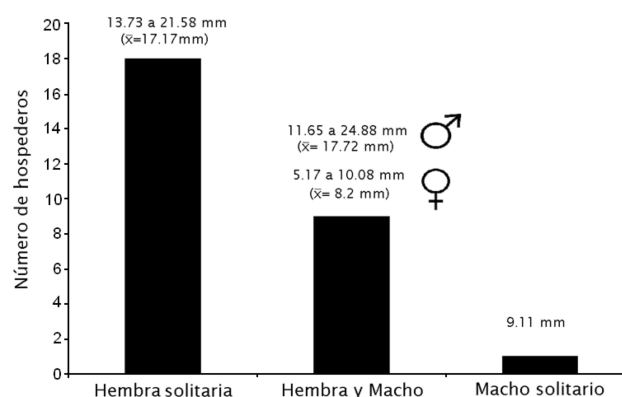


Figura 4. Presencia de *Cymothoa excisa* como hembra solitaria, macho solitario y ambos sexos presentes en la cavidad bucal de *Lagodon rhomboides* (hospedero). En cada caso se muestra el intervalo de las tallas y la longitud promedio de los isópodos.

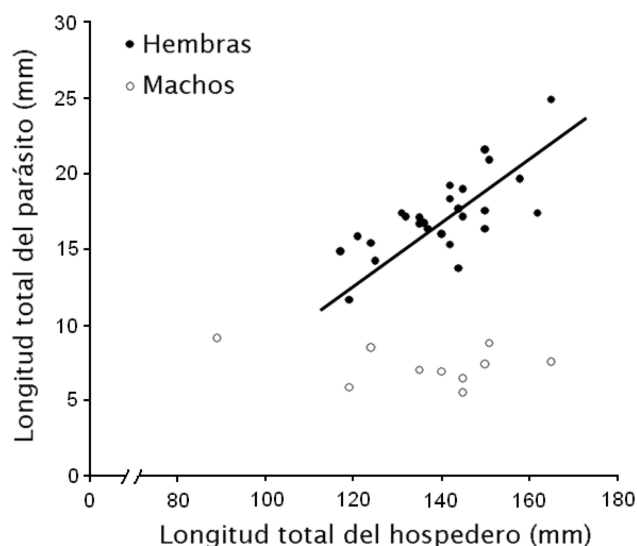


Figura 5. Relación entre la longitud total de *Lagodon rhomboides* (hospedero) y la longitud total del isópodo parásito *Cymothoa excisa*, en la laguna La Carbonera, Yucatán, México.

o colapso de los filamentos branquiales (Ruiz y Madrid, 1992). Sin embargo, las observaciones realizadas muestran que el isópodo desgarrar los tejidos de la lengua de los ejemplares de *L. rhomboides* y ocurre una reducción del lumen de la cavidad bucal que obstruye la entrada de alimento, con la consecuente reducción en el crecimiento en peso del pez, tal como ocurre en otras especies de lutjánidos parasitados (Weinstein y Heck, 1977). Ortiz y García (1978) proponen que estos isópodos parásitos se alimentan de una parte del alimento que ingieren sus hospederos.

La prevalencia de *C. excisa* en la población de *L. rhomboides* analizada en este estudio es relativamente alta en comparación con registros en otras especies en el golfo de México (Ortiz y García, 1978; Bunkley-Williams et al., 2006), aunque menor a los valores que registran Ruiz y Madrid (1992) para *Lutjanus peru* en las costas del Pacífico mexicano. Estos resultados indican que el parasitismo que ejerce *C. excisa* es un factor de riesgo para ésta y, posiblemente, otras especies de peces de importancia comercial en el área de estudio.

Este trabajo se llevó a cabo gracias al financiamiento de los proyectos PAPIIT (IN207609, IN213012) y al Fondo Mixto Conacyt Fomix-Yucatán (103229). Agradecemos a Alfredo Gallardo, Korynthia López y Carmen Galindo por el apoyo técnico durante la investigación. José Luis Bonilla-Gómez agradece al Conacyt por el apoyo mediante la beca (CVU/Becario: 178371/240833) para realizar estudios de doctorado en el Posgrado en Ciencias del Mar

y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Literatura citada

- Bonilla-Gómez, J. L., J. López-Rocha, M. Badillo, J. Tzeek y X. Chiappa-Carrara. 2011. Growth and mortality of *Lagodon rhomboides* (Pisces: Sparidae) in a tropical coastal lagoon in northwestern Yucatán, Mexico. *Revista de Ciencias Marinas y Costeras* 3:99-109.
- Bashirullah, A. K. M. 1991. Occurrence and site specificity of an isopod *Anilocra laticauda* H. Milne Edwards, 1840 (Isopoda, Cymothoidae) parasitic on the grunt, *Orthopristis ruber* (Cuvier) in eastern Venezuela. *Crustaceana* 61:38-42.
- Bunkley-Williams, L. y E. H. Williams, Jr. 1998. Isopods associated with fishes: a synopsis and corrections. *Journal of Parasitology* 84:893-896.
- Bunkley-Williams, L. y E. H. Williams, Jr. 1999. *Nerocila benrosei* n. sp. (Isopoda: Cymothoidae) an external parasite of hogfishes from the northern Bahamas. *Journal of Parasitology* 85:1036-1040.
- Bunkley-Williams, L., E. H. Williams, Jr. y A. K. M. Bashirullah. 1998. Some isopods associated with Venezuelan fishes. *Caribbean Marine Studies* 6:27-30.
- Bunkley-Williams, L., E. H. Williams, Jr. y A. K. M. Bashirullah. 2006. Isopods (Isopoda: Aegidae, Cymothoidae, Gnathiidae) associated with Venezuelan marine fishes (Elasmobranchii, Actinopterygii). *Revista de Biología Tropical* 54:175-188.
- Bunkley-Williams, L., E. H. Williams, Jr. y J. Garzón-Ferreira. 1999. Some isopod and copepod parasites (Crustacea) of Colombian marine fishes. *Caribbean Journal of Science* 35:311-314.
- Bush, A. O., K. D. Lafferty, M. Jeffrey, J. M. Lotz y A. W. Shostak. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *Journal of Parasitology* 83:575-583.
- Canto-Maza, W. G. y M. E. Vega-Cendejas. 2008. Hábitos alimenticios del pez *Lagodon rhomboides* (Perciformes: Sparidae) en la laguna costera de Chelem, Yucatán, México. *Revista de Biología Tropical* 56:1837-1846.
- Froese, R. 2006. Cube law, condition factor and weight-length relationships: history, meta-analysis and recommendations. *Journal of Applied Ichthyology* 22:241-253.
- Joy, J. E. 1976. Gill parasites of the Spot *Leiostomus xanthurus* from Clear Lake, Texas. *Transactions of the American Microscopical Society* 95:63-68.
- Kensley, B. y M. Schotte. 1989. Marine isopod crustaceans of the Caribbean. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C. 308 p.
- Nelson, G. A. 1998. Abundance, growth, and mortality of young-of-the-year pinfish, *Lagodon rhomboides*, in three estuaries along the gulf coast of Florida. *Fisheries Bulletin* 96:315-328.
- Nelson, G. A. 2002. Age, growth, mortality, and distribution of pinfish (*Lagodon rhomboides*) in Tampa Bay and adjacent

- Gulf of Mexico waters. Fisheries Bulletin 100:582-592.
- Newcombe, R. G. 1998. Two-sided confidence intervals for the single proportion: comparison of seven methods. Statistics in Medicine 17:857-872.
- Ortiz, M. y T. García. 1978. Isópodos parásitos de *Micropogonia furnieri* y *Bairdiella ronchus* (Pisces, Sciaenidae), en la bahía de Cienfuegos. Ciencias, ser. 8, Investigaciones Marinas 38:29-37.
- Shervette, V. R., N. Ibarra y F. Gelwick. 2007. Influences of salinity on growth and survival of juvenile pinfish *Lagodon rhomboides* (Linnaeus). Environmental Biology of Fishes 78:125-134.
- Vega-Cendejas, M. E., M. H de Santillana y D. Arceo. 2012. Length-weight relationships for selected fish species from a coastal lagoon influenced by freshwater seeps: Yucatán peninsula, Mexico. Journal of Applied Ichthyology 28:140-142.
- Weinstein, M. P. y K. L. Heck. 1977. Biology and host-parasite relationships of *Cymothoa excisa* (Isopoda, Cymothoidae) with three species of snappers (Lutjanidae) on the Caribbean coast of Panama. Fisheries Bulletin 75:875-877.
- Williams, C. 2012. The early life history and reproductive biology of *Cymothoa excisa*, a marine isopod parasitizing Atlantic croaker (*Micropogonias undulatus*), along the Texas coast. Tesis maestría, University of Texas at Austin. 71 p.
- Williams, E. H., Jr. y L. B. Williams. 1978. Cymothoid isopods of some marine fishes from the northern Gulf of Mexico. Northeast Gulf Science 2:122-124.
- Williams, E. H., Jr., L. Bunkley-Williams y C. J. Sanner. 1994. New host and locality records for copepod and isopod parasites of Colombian marine fishes. Journal of Aquatic Animal Health 6:362-364.



Nota científica

Una presa poco común para el pez “cangati” en la planicie de inundación del alto río Paraná, Brasil

An unusual prey for the cangati catfish in the Upper Paraná River Floodplain, Brazil

Fabrizio Hiroiuki Oda^{1,2✉}, Sybelle Bellay^{1,2}, Jean Carlo Gonçalves Ortega¹ e Igor de Paiva Affonso¹

¹Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais, Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aqüicultura, Universidade Estadual de Maringá. Av. Colombo, 5790, Bloco G-90, CEP 87020-900, Maringá, PR, Brasil.,

²Laboratório de Ictioparasitologia, Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aqüicultura, Universidade Estadual de Maringá. Maringá, PR, Brasil.

✉fabrizio_oda@hotmail.com

Resumen. Presentamos un caso de depredación por *Trachelyopterus galeatus* (Teleostei, Siluriformes) sobre *Leptodactylus fuscus* (Amphibia, Anura). Un ejemplar adulto del pez “cangati” *T. galeatus* fue recolectado en una red de espera durante un trabajo de campo en la planicie de inundación del alto río Paraná. Durante el análisis del contenido estomacal observamos una presa parcialmente digerida. Este ítem fue identificado como un individuo juvenil de *L. fuscus*. Este es el primer registro de un anfibio anuro en la dieta de *T. galeatus*. Los casos de depredación de anuros por *T. galeatus* parecen ser poco frecuentes, por lo que el evento observado puede ser consecuencia de una estrategia oportunista de alimentación del cangati. Sin embargo, este registro es particularmente relevante, pues demuestra un posible efecto de un depredador no nativo sobre especies de anuros en la planicie de inundación del alto río Paraná. Se necesitan más estudios para entender los efectos del comportamiento depredador de peces no nativos sobre la fauna de anuros en la planicie.

Palabras clave: depredador oportunista, *Leptodactylus fuscus*, Amphibia, Leptodactylidae, *Trachelyopterus galeatus*, Auchenipteridae.

Abstract. We herein report a case of predation by *Trachelyopterus galeatus* (Teleostei, Siluriformes) on *Leptodactylus fuscus* (Amphibia, Anura). An adult specimen of *T. galeatus* was collected in a gillnets during fieldwork in the Upper Paraná River Floodplain, Brazil. During the recent analysis of stomach contents a partially digested prey was observed. We identified this item as a juvenile *L. fuscus*. This is the first record of an amphibian anuran in the diet of the cangati catfish, *T. galeatus*. We believe that cases of anuran predation by *T. galeatus* are rare, and that the observed event was the result to an opportunistic feeding strategy of the fish. However, this report is particularly relevant because it demonstrates a possible effect of a non-native predator species on frogs in the Upper Paraná River Floodplain. Thus, future studies are essential for understanding the effects of the predatory behavior of non-native fishes on the anuran fauna on the floodplain.

Key words: opportunistic predator, *Leptodactylus fuscus*, Amphibia, Leptodactylidae, *Trachelyopterus galeatus*, Auchenipteridae.

Los anfibios son presas comunes para una gran variedad de vertebrados (Toledo et al., 2007), invertebrados (Toledo, 2005) y plantas carnívoras (Duellman y Trueb, 1994). Entre los vertebrados depredadores de anuros más importantes están algunas especies de peces de las familias Anguillidae, Centrarchidae, Characidae, Clariidae y Salmonidae (Toledo et al., 2007; Vitule et al., 2008).

Los estudios sobre la depredación de anuros adultos por peces son escasos, debido a la dificultad de observación y cuantificación de tales eventos, cuyas citas son restringidas solamente a casos fortuitos, por ejemplo, Haddad y Bastos, 1997; Oda et al., 2008; Vitule et al., 2008; Queiroz, 2012. Sin embargo, estas observaciones pueden revelar relaciones tróficas hasta entonces desconocidas, presente estudio, posibles efectos de especies introducidas sobre la fauna nativa (Vitule et al., 2008) y hasta esclarecer interacciones entre depredadores y presas en toda la comunidad (Toledo

Recibido: 14 febrero 2013; aceptado: 30 octubre 2013

et al., 2007). En este trabajo se documenta un caso de depredación de la rana *Leptodactylus fuscus* (Schneider, 1799), por el pez “cangati” *Trachelyopterus galeatus* (Linnaeus, 1766).

Leptodactylus fuscus es una rana de tamaño medio; 42.8 ± 4.0 mm en machos y 43.6 ± 4.4 mm en hembras; perteneciente al grupo *L. fuscus* (Heyer, 1978; Sugai et al., 2012; Frost, 2013). Se trata de un anfibio ampliamente distribuido desde Panamá hasta Argentina, predominantemente en áreas abiertas, y es considerada una especie colonizadora de áreas recientemente degradadas (Wynn y Heyer, 2001; Camargo et al., 2006; Frost, 2013). Como todas las especies del grupo, utiliza cuevas subterráneas donde deposita sus huevos dentro de nidos de espuma (Heyer, 1978). Después de las inundaciones o lluvias fuertes, las larvas son generalmente cargadas hasta un cuerpo de agua en las proximidades, donde completan su desarrollo (Lucas et al., 2008).

El “cangati” *Trachelyopterus galeatus* (Linnaeus, 1766) es una especie de pez achenipterideo de medio tamaño, ampliamente distribuida en América del Sur, que se encuentra generalmente en las áreas de vegetación inundada y sobre vegetación acuática flotante, de hábitos típicamente nocturnos (Borges et al., 1999). Esta especie se estableció en una región de la cuenca del alto río Paraná después de la inundación de las Sete Quedas, por la construcción del embalse de Itaipu (Graça y Pavanelli, 2007).

Trachelyopterus galeatus es una especie carnívora, pero debido a la prevalencia de insectos en su dieta se considera insectívora, principalmente de los órdenes Coleoptera e Hymenoptera (Andrian y Barbieri, 1996; Peretti y Andrian, 2004). Sin embargo, *T. galeatus* puede

presentar flexibilidad en su dieta, utilizando los recursos disponibles en el ambiente (Lagler et al., 1977), tales como otros invertebrados, restos de peces y material vegetal (Andrian y Barbieri, 1996).

El 3 de septiembre de 2003, un espécimen adulto de *Trachelyopterus galeatus* fue atrapado en una red de espera en la planicie de inundación del alto río Paraná. El pez fue transportado hasta el laboratorio, ahí se midió (CT: 20 cm; CP: 15.2 cm), se pesó (103.81 g) y se sacrificó con sobredosis de anestésico de benzocaina. Posteriormente, se diseccionó mediante una incisión medio ventral para exponer el estómago, el cual fue extraído y fijado en solución de formalina al 10% y conservado en alcohol al 70%. El material fijado quedó depositado en la colección del laboratorio de Ictiología de la Universidad Estadual de Maringá. Durante el análisis del contenido estomacal se observó una presa parcialmente digerida. Este ítem se identificó como un juvenil de *Leptodactylus fuscus* (Fig. 1).

El único registro previo de depredación de anfibios anuros por peces del orden Siluriforme es el realizado por Vitule et al. (2008), en el cual se documentó la depredación de *Leptodactylus ocellatus* (*L. latrans*) por el bagre africano, *Clarias gariepinus* (Burchell, 1822), un pez también introducido en la planicie de inundación del alto río Paraná (Agostinho et al., 2000). Creemos que la depredación de *L. fuscus* por *T. galeatus* sucedió de forma oportunista. Según Toledo et al. (2007), los peces pertenecen a un gran grupo de depredadores oportunistas formado por salamandras, tortugas, lagartos, cocodrilos, así como por algunas especies de aves y mamíferos, que ocasionalmente se alimentan de anuros.

Nuestra observación representa el primer registro de

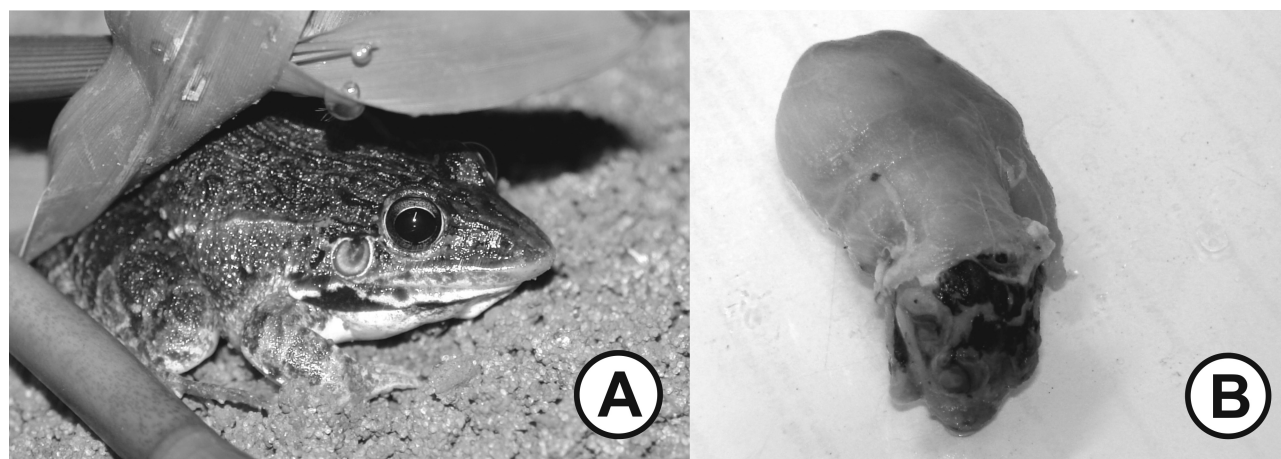


Figura 1. A, ejemplar de *Leptodactylus fuscus* en vida; B, juvenil de *L. fuscus* encontrado en el estómago del pez “cangati” *Trachelyopterus galeatus*.

un anfibio anuro en la dieta del pez “cangati”; a pesar de ser una cita puntual, en él se demuestra que las especies nativas de anuros están sujetas a la depredación por especies no nativas de peces. En este contexto, es importante destacar la necesidad de realizar estudios futuros que serán fundamentales para la comprensión de los efectos del comportamiento depredador del “cangati”, así como de otras especies de peces no nativas sobre la fauna de anuros en la planicie de inundación del alto río Paraná. Este registro puede llegar a explicar fenómenos similares en los que interaccionan especies autóctonas y alóctonas en áreas alteradas por la actividad humana.

Agradecimientos

A Ângelo A. Agostinho y Rosimeire R. Antônio por el material facilitado. A Francisco M. Royo por las sugerencias, comentarios y revisión de la lengua española. A un revisor anónimo por sus observaciones en este escrito. Al Nupélia (Núcleo de Investigaciones en Limnología, Ictiología e Acuicultura) y PEA/CAPES-PROEX por el apoyo logístico. Al Consejo Nacional de Desarrollo Científico y Tecnológico (CNPq) por el apoyo financiero a S. Bellay, así como a la Coordinación de Perfeccionamiento del Personal de Nivel Superior (Capes) por el apoyo financiero a F. H. Oda, J. C. G. Ortega y I. P. Affonso.

Literatura citada

- Agostinho, A. A., S. M. Thomaz, C. V. Mente-Vera y K. O. Winemiller. 2000. Biodiversity in the high Paraná river floodplain. In *Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation*, B. Gopal, W. J. Junk y J. A. Davis (eds.). Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands. p. 89-118.
- Andrian, I. F. y G. Barbieri. 1996. Espectro alimentar e variação sazonal e espacial da composição da dieta de *Parauchenipterus galeatus* Linnaeus, 1766 (Siluriformes, Auchenipteridae) na região do reservatório de Itaipu, PR. *Revista Brasileira de Biologia* 56:409-422.
- Borges, S. A. G. V., H. C. B. Gurgel y B. Canan. 1999. Estrutura populacional de *Parauchenipterus galeatus* Linnaeus, 1766 (Siluriformes, Auchenipteridae), da Lagoa de Jiqui, Parnamirim, Rio Grande do Norte. *Revista Ceres* 46:209-218.
- Camargo, A., R. O. de Sá y W. R. Heyer. 2006. Phylogenetic analyses of mtDNA sequences reveal three cryptic lineages in the widespread neotropical frog *Leptodactylus fuscus* (Schneider, 1799) (Anura, Leptodactylidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 87:325-341.
- Duellman, W. E. y L. Trueb. 1994. *Biology of Amphibians*. The John Hopkins University Press. Baltimore. 670 p.
- Frost, D. R. 2013. *Amphibian species of the world: an online reference*. Version 5.6 (9 January 2013). American Museum of Natural History, New York. <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>; última consulta: 05.I.2013.
- Graça, W. J. y C. S. Pavanelli. 2007. Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes. Maringá. EDUEM. 241 p.
- Haddad, C. F. B. y R. P. Bastos. 1997. Predation on the toad *Bufo crucifer* during reproduction (Anura; Bufonidae). *Amphibia-Reptilia* 18:295-298.
- Heyer, W. R. 1978. Systematics of the *fuscus* group of the frog genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Natural History Museum of Los Angeles County, Science Bulletin* 8:1-85.
- Lagler, K., J. E. Bardach, R. R. Miller y D. R. M. Passino. 1977. *Ichthyology*, second edition. John Wiley and Sons, New York. 506 p.
- Lucas, E. M., C. A. Brasileiro, H. M. Oyamaguchi y M. Martins. 2008. The reproductive ecology of *Leptodactylus fuscus* (Anura, Leptodactylidae): new data from natural temporary ponds in the Brazilian Cerrado and a review throughout its distribution. *Journal of Natural History* 42:2305-2320.
- Oda, F. H., T. M. Oda y M. F. Felismino. 2008. *Leptodactylus podicipinus* (Pointedbelly Frog)-Predation. *Herpetological Review* 39:337-338.
- Peretti, D. y I. F. Andrian. 2004. Trophic structure of fish assemblages in five permanent lagoons of the high Paraná river floodplain, Brazil. *Environmental Biology of Fishes* 71:95-103.
- Queiroz, E. U. 2012. *Physalaemus biligonigerus*. Predation. *Herpetological Review* 43:242.
- Sugai, J. L. M. M., J. S. Terra y V. L. Ferreira. 2012. Diet of *Leptodactylus fuscus* (Amphibia: Anura: Leptodactylidae) in the Pantanal of Miranda river, Brazil. *Biota Neotropica* 12:99-104.
- Toledo, L. F. 2005. Predation of juvenile and adult anurans by invertebrates: current knowledge and perspectives. *Herpetological Review* 36:395-400.
- Toledo, L. F., R. R. Silva y C. F. B. Haddad. 2007. Anurans as prey: an exploratory analysis and size relationships between predators and their prey. *Journal of Zoology* 271:170-177.
- Vitule, J. R. S., S. C. Umbria y J. M. R. Aranha. 2008. Record of native amphibian predation by the alien African catfish in the Brazilian Atlantic Rain Forest. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences* 3:105-107.
- Wynn, A. y W. R. Heyer. 2001. Do geographically widespread species of tropical amphibians exist? An estimate of genetic relatedness within the neotropical frog *Leptodactylus fuscus* (Anura, Leptodactylidae). *Tropical Zoology* 14:255-285.



Nota científica

Corroboración taxonómica y genética de la presencia del ballesta enmascarado *Sufflamen fraenatum* (Balistidae) para la costa de México

Taxonomic and genetic corroboration of the presence of bridled trigger fish *Sufflamen fraenatum* (Balistidae) for the coast of Mexico

Georgina Palacios-Morales, Eloísa Torres-Hernández, Antonio Campos-Mendoza y Omar Domínguez-Domínguez✉

Laboratorio de Biología Acuática, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Edificio "R" planta baja, Ciudad Universitaria 58030, Morelia, Michoacán, México.

✉ goodeido@yahoo.com.mx

Resumen. Se recolectó en la costa del estado de Michoacán, México, un ejemplar de la familia Balistidae, que mediante el uso de caracteres taxonómicos y genéticos se identificó como *Sufflamen fraenatum* (Balistidae). Se corrobora la presencia de esta especie en la costa del Pacífico mexicano, la cual no había sido recolectada desde 1897 y cuyo registro y distribución en las costas de México había sido puesto en duda por diversos autores.

Palabras clave: Michoacán, citocromo oxidasa subunidad 1, taxonómica, biología molecular.

Abstract. A fish from the Balistidae family was collected off Michoacán, Mexico. The fish was identified as *Sufflamen fraenatum* (Balistidae) based on its taxonomic and genetic traits. This finding confirms the presence of this species in the Mexican Pacific. The species has not been collected since 1897; for this reason, its record and distribution in the Mexican coast has been considered as in doubt by several authors.

Key words: Michoacán, cytochrome oxidase subunit 1, taxonomic, Molecular Biology.

El ballesta enmascarado *Sufflamen fraenatum* (Latreille, 1804) es una especie cuya distribución original se encuentra establecida en el océano Índico hacia el este de África y en el Pacífico alrededor de Micronesia hacia las islas Pitcairn y Hawai. En el Pacífico su distribución al norte y al sur está delimitada desde Japón a la isla Lord Howe, Australia (Froese y Pauly, 2013).

Los únicos registros que se tienen documentados de *S. fraenatum* para la costa del Pacífico Oriental Tropical (POT) fueron publicados por Jordan y Evermann (1896-1900) en su obra "The fishes of North and Middle America", siendo mencionados para las islas Venados y Crestón, Mazatlán; La Paz en México e isla Chatham (San Cristóbal), Archipiélago de las Galápagos, Ecuador. Mientras que Jordan y McGregor (1899) publican otro registro para las islas Revillagigedo.

Desde los registros antes mencionados, *S. fraenatum* no se había vuelto a documentar para las costas de México,

sólo fue nombrado por Abitia-Cárdenas et al. (1994) y Martínez-Guevara (2008). El primero menciona que el registro de Jordan y Evermann (1896-1900) podría tratarse de una identificación taxonómica errónea, mientras que el segundo considera que la distribución de la especie en costas mexicanas es incierta, ambos autores deciden invalidar dichos registros, por lo que no se ha considerado la presencia de esta especie para las costas del Pacífico mexicano. El libro de la FAO (1995), la obra de Allen y Robertson (1998) y Robertson y Allen (2008) para los peces del Pacífico Tropical Oriental tampoco consideran la presencia de esta especie para la región.

El 11 de diciembre del 2010 se recolectó un ejemplar en las costas del estado de Michoacán, frente al estero de Mexcalhuacán, municipio de Lázaro Cárdenas; latitud 18°02'48.51" N, longitud-102°40'26.37" O (Fig. 1). El ejemplar fue capturado con una red de arrastre de un barco camaronero que faenaba en el área. Se le tomó una muestra de tejido, la cual se depositó en el banco de tejidos del módulo de Biología Evolutiva y Conservación con el número 13 257 para posteriores análisis genéticos.

Recibido: 05 abril 2013; aceptado: 07 octubre 2013

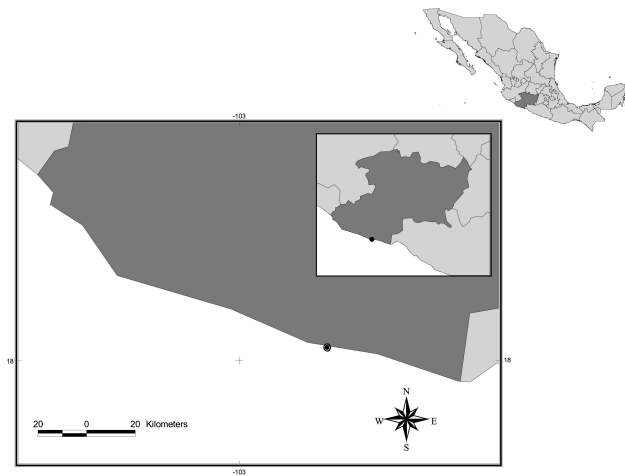


Figura 1. Ubicación del sitio de recolección del ejemplar de *Sufflamen fraenatum* en la costa de Michoacán.

El espécimen recolectado se fijó con formaldehído al 10% neutralizado con borato de sodio y se preservó en alcohol etílico al 70%, para posteriormente ser depositado en la Colección de Peces del Laboratorio de Biología Acuática, de la facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (Registro MICH-PEC-227-07-09), con número de catálogo CPUM-5 680 (Fig. 2).

Para su identificación taxonómica se revisaron las descripciones originales de Shaw (1803) y Latreille (1804), en las cuales no se especifican caracteres merísticos, únicamente mencionan patrones de coloración que se presentan en la etapa adulta. Debido a que el ejemplar recolectado se encuentra en etapa juvenil, estas descripciones no fueron de utilidad para la determinación del ejemplar, por lo que se prosiguió a utilizar otras obras



Figura 2. Ejemplar juvenil de *Sufflamen fraenatum*, recolectado en la costa de Michoacán. CPUM 5 680.

donde se presenta un mayor número de caracteres para juveniles y adultos que diagnostican a la especie. Con respecto a lo mencionado en Jordan y Evermann (1896-1900), los conteos merísticos de las aletas dorsal y anal (Cuadro 1) fueron concordantes. En Froese y Pauly (2013) concordó el patrón de coloración descrito para juveniles, color arena con numerosas rayas negras. De acuerdo con la clave de identificación de la FAO (2001) para las especies del Pacífico Central Occidental, los caracteres diagnósticos que llevaron a la asignación del ejemplar como *S. fraenatum* fueron: las escamas por encima de la base de la aleta pectoral y justo detrás de la abertura branquial ampliadas y formando un tímpano flexible; un surco prominente delante del ojo; dientes blancos no muy prominentes; la boca completamente cubierta con escamas; perfiles superior e inferior de la cabeza ligeramente convexo; cuerpo con líneas; escamas formando crestas longitudinales, por lo menos hasta la mitad del cuerpo; sin marcas longitudinales próximas a la abertura branquial y aleta caudal sin bandas.

Debido a la exclusión de esta especie como parte de la fauna del Pacífico Tropical Oriental en obras publicadas en los últimos años, y a pesar de la inequívoca asignación del espécimen a *S. fraenatum* mediante caracteres merísticos y morfológicos, se decidió corroborar la decisión taxonómica con caracteres moleculares. Para los análisis genéticos se realizó la extracción del ADN con el método convencional de extracción proteínasa K/fenol/cloroformo (Hillis et al., 1996), posteriormente se realizó la amplificación del gen mitocondrial Citocromo Oxidasa Sub-unidad I (COI) mediante la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) usando los *primers* FISH 1F y FISH 1R (Ivanova et al., 2007). Se obtuvo un fragmento de 650 pb, el cual se comparó con todas aquellas secuencias de la especie presentes en el banco de genes (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) y en el sistema bold (<http://www.boldsystems.org/>). Esta comparación arrojó entre 98.5 y 99.1% de similitud con organismos de *S. fraenatum* recolectados en el oeste de Oponoho, bahía Mid, islas Moorea, Polinesia Francesa, Pacífico Sur (Cuadro 2), mientras que, cuando se compara con organismos de esta especie recolectados en el sur de África, la similitud se encuentra alrededor del 96.7 a 96.8%.

El análisis filogenético se realizó mediante el método del vecino más cercano con el modelo Jukes y Cantor como modelo evolutivo utilizando el programa MEGA 5 (Tamura et al., 2011). Se incluyeron 7 secuencias registradas en el banco de genes y sistema bold para *S. fraenatum* y la obtenida para el espécimen recolectado en Michoacán, usando como grupo externo a *Sufflamen bursa* y *Sufflamen chrysopteron*. Los resultados muestran la formación de 2 clados, 1 conformado por los organismos del sur de África

Cuadro 1. Caracteres morfométricos y merísticos del ejemplar de *S. fraenatum* recolectado en la costa de Michoacán

Caracteres	Medidas
Longitud total (mm)	65.7
Longitud patrón (mm)	57.5
Altura del cuerpo (mm)	30.6
Longitud cefálica(mm)	21
Diámetro orbital (mm)	5.4
Radio dorsales	III, 31
Radio anales	29
Radio pectorales	14

y otro por los de México y la Polinesia Francesa (Fig. 3). El análisis de distancias *p* no-correctadas (Nei y Kumar, 2000), es decir, la proporción de sitios nucleotídicos totales entre 2 secuencias, arrojó una divergencia media de 2.8% y desviación estándar de 0.6%. Los análisis merísticos, morfológicos y genéticos corroboran la presencia de *S. fraenatum* en las costas de México, por lo que esta especie debe ser considerada como parte de la ictiofauna marina de las costas del Pacífico Tropical Oriental y del Pacífico mexicano.

El Pacífico Central (PC) y Pacífico Oriental Tropical (POT) son 2 regiones biogeográficas que están separadas por una extensión de océano abierto y profundo de entre 5 000 y 7 000 km, denominada la Barrera del Pacífico Este (BPE) (Ekman, 1953), siendo ésta una barrera biogeográfica para muchos organismos marinos, en la que existen pocas especies que se presentan a ambos lados de la BPE, llamadas especies transpacíficas. Se cree que la mayoría de estas especies y el subsecuente flujo de migrantes a través de la BPE, se logran gracias al transporte de las larvas pelágicas por las corrientes marinas (Lessios y Robertson, 2006), o bien, que han sido taxonómicamente mal asignadas debido a la similitud morfológica, por lo que existe la posibilidad de que éstas se hayan separado

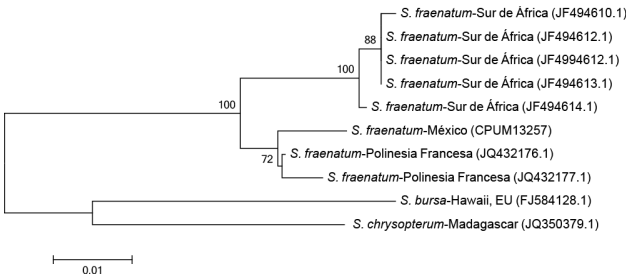


Figura 3. Reconstrucción filogenética de *Sufflamen fraenatum*, a partir del gen mitocondrial COI obtenido por Neighbour-Joining. En cada organismo se señala entre paréntesis el número de acceso en la colección de tejidos CPUM y en el GenBank. Se usaron como grupos externos 2 especies: *Sufflamen bursa* y *Sufflamen chrysopterum*.

históricamente y, por lo tanto, deban ser consideradas especies crípticas (Rowe, 1985). A pesar de que *S. fraenatum* es una especie considerada bentopelágica y que presenta un desove elaborado que incluye la preparación de un nido en el cual se depositan los huevos demersales y adhesivos, del que poco se sabe del estadio larvario (Kawabe, 1984; Ishirata y Kuwamura, 1996), lo que podría suponer una reducida vagilidad de los diferentes estadios. El presente estudio demuestra que *S. fraenatum* es una especie capaz de sortear la BPE; ya que es una especie originaria del PC y océano Índico (OI) (Froese y Pauly, 2013), y presenta poblaciones genéticamente cercanas en el POT (Cuadro 2; Fig. 3). Estos eventos de dispersión a lo largo de la BPE han sido documentados en equinoideos (Lessios et al., 2003) y peces (Rosenblatt y Waples, 1986; Lessios et al., 1998; Bowen et al., 2001; Lessios y Robertson, 2006). Incluso, las distancias genéticas encontradas entre organismos de *S. fraenatum* distribuidos en el OI y el PC presentan divergencias genéticas mayores que aquellas poblaciones que se encuentran separadas por

Cuadro 2. Secuencias analizadas: estimando las distancias *p* no-correctadas. Los valores arriba de la diagonal muestran los porcentajes de similitud entre las secuencias, y los valores por debajo de la diagonal representan la distancia genética en porcentaje

Secuencias	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1 <i>S. fraenatum</i> -Sur de África (JF494613.1)		99.6	99.8	100	100	97.8	97.2	96.8	90.2	90.9
2 <i>S. fraenatum</i> -Sur de África (JF494614.1)	0.4		99.4	99.6	99.6	97.8	97.2	96.8	90.5	91.3
3 <i>S. fraenatum</i> -Sur de África (JF494610.1)	0.2	0.6		99.8	99.8	97.6	97	96.7	90	90.7
4 <i>S. fraenatum</i> -Sur de África (JF4994612.1)	0.0	0.4	0.2		100	97.8	97.2	96.8	90.9	90.9
5 <i>S. fraenatum</i> -Sur de África (JF494612.1)	0.0	0.4	0.2	0.0		97.8	97.2	96.8	90.2	90.9
6 <i>S. fraenatum</i> -Polinesia Francesa (JQ432176.1)	2.2	2.2	2.4	2.2	2.2		99.4	99.1	90.9	91.7
7 <i>S. fraenatum</i> -Polinesia Francesa (JQ432177.1)	2.8	2.8	3.0	2.8	2.8	0.6		98.5	91.1	91.5
8 <i>S. fraenatum</i> -México (CPUM13257)	3.2	3.2	3.3	3.2	3.2	0.9	1.5		91.1	91.5
9 <i>S. bursa</i> -Hawái, EUA (FJ584128.1)	9.8	9.5	10	9.8	9.8	9.1	8.9	8.9		92.9
10 <i>S. chrysopterum</i> -Madagascar (JQ350379.1)	9.1	8.7	9.3	9.1	9.1	8.3	8.5	8.5	7.1	

la BPE, por lo que al parecer la BPE es menos eficiente para la conectividad entre poblaciones de lo que pudiera representar la barrera del océano Índico, donde al parecer las masas de tierra formada por islas y archipiélagos limitan el movimiento de organismos entre el PC y el OI, patrón que ha sido registrado para otras especies de peces, principalmente especies demersales que presentan poca vagilidad en estadios adultos (Lu et al., 2006; Menezes et al., 2006; Craig et al., 2007).

El financiamiento para este proyecto HJ021 fue otorgado por la Conabio y la Coordinación de la Investigación Científica CIC-2010. Se agradece a todas las personas que colaboraron e integraron el equipo de trabajo.

Literatura citada

- Abitia-Cárdenas, L. A., J. Rodríguez- Romero, F. Galván-Magaña, J. De la Cruz-Agüero y H. Chávez-Ramos. 1994. Lista sistemática de la ictiofauna de Bahía de la Paz, Baja California Sur, México. *Ciencias Marinas* 20:159-181.
- Bowen, B. W., A. L. Bass, L. A. Rocha, W. S. Grant y D. R. Robertson. 2001. Phylogeography of the trumpetfishes (*Aulostomus*): ring species complex on a global scale. *Evolution* 55:1029-1039.
- Craig, M. T., J. A. Eble, B. W. Bowen y D. Robertson. 2007. High genetic connectivity across the Indian and Pacific Oceans in the reef fish *Myripristis berndti* (Holocentridae). *Marine Ecology Progress Series* 334:245-254.
- Ekmann, S. 1953. *Zoogeography of the sea*. Sidgwick and Jackson. London. 417 p.
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations). 2001. Species identification guide for fishery purposes. The living marine resources of the Western Central Pacific. Volume 6. Bony fishes part 4 (Labridae to Latimeriidae), estuarine crocodiles, sea turtles, sea snakes and marine mammals. Rome. p. 3381-4218.
- Froese, R. y D. Pauly. 2013. FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org; última consulta: 14.I.2013.
- Hillis, D. M., C. Moritz y B. K. Mable. 1996. *Molecular systematics*. Segunda edición. Sinauer, Sunderland, Massachusetts. 651 p.
- Ishihara, M. y T. Kuwamura. 1996. Bigamy or monogamy with maternal egg care in the triggerfish, *Sufflamen chrysopterus*. *Ichthyological Research* 43:307-313.
- Ivanova, N. V., T. S. Zemlak, R. H. Hanner y P. D. N. Hebert. 2007. Universal primer cocktails for fish DNA barcoding. *Molecular Ecology* 7:535-716.
- Jordan, D. S. y B. W. Evermann. 1896-1900. The fishes of North and Middle America. *Bulletin United States National Museum* 47:1-3313.
- Jordan, D. S. y R. C. McGregor 1899. A list of fishes collected at the Revillagigedo Archipelago and neighboring islands. Report. U. S. Fish Commission for 1898 (1899) 24:271- 284.
- Kawabe, R. 1984. Spawning behavior of the bridled triggerfish, *Sufflamen fraenatus*, in the aquarium. *Japanese Journal of Ichthyology* 31:193-197.
- Latreille, P. A. 1804. Tableaux methodiques des poissons. *In Nouveau Dictionnaire d'Histoire Naturelle*. Vol. 24. Deterville Libraire, Paris. p. 71-105.
- Lessios, H. A., B. D. Kessing y D. R. Robertson. 1998. Massive gene flow across the world's most potent marine biogeographic barrier. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 265:583-588.
- Lessios, H. A., J. Kane y D. R. Robertson. 2003. Phylogeography of the pantropical sea urchin *Tripneustes*: contrasting patterns of population structure between oceans. *Evolution* 57:2026-2036.
- Lessios, H. A. y D. R. Robertson. 2006. Crossing the impassable: genetic connections in 20 reef fishes across the eastern Pacific barrier. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273:2201-2208.
- Lu, C. P., C. A. Chen, C. F. Hui, T. D. Tzeng y S. Y. Yeh. 2006. Population genetic structure of the swordfish, *Xiphias gladius* (Linnaeus, 1758), in the Indian Ocean and West Pacific inferred from the complete DNA sequence of the mitochondrial control region. *Zoological Studies* 45:269-279.
- Martínez-Guevara, A. 2008. Análisis de la ictiodiversidad y patrones biogeográficos en los sistemas costeros de Baja California Sur, México. Tesis maestría, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional. La Paz. 154 p.
- Menezes, M. R., M. Ikeda y N. Taniguchi. 2006. Genetic variation in skipjack tuna *Katsuwonus pelamis* (L.) using PCR-RFLP analysis of the mitochondrial DNA D-loop region. *Journal of Fish Biology* 68:156-161.
- Rosenblatt, R. H. y R. S. Waples. 1986. A genetic comparison of allopatric populations of shore fish species from the Eastern and central Pacific Ocean: dispersal or vicariance? *Copeia* 1986:275-284.
- Rowe, F. W. E. 1985. Six new species of *Asterodiscides* A. M. Clark (Echinodermata, Asteroidea), with a discussion of the origin and distribution of the Asterodiscidae and other "amphi-Pacific" echinoderms. *Bulletin Muséum National d'Histoire Naturelle* 7:531-577.
- Shaw, G. 1803. General zoology or systematic natural history. Pisces, vol. 4 (1803). Series in 14 vols. London 1800-1826.
- Tamura, K., D. Peterson, N. Peterson, G. Stecher, M. Nei y S. Kumar. 2011. MEGA5: Molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Molecular Biology and Evolution* 28:2731-2739.



Research note

First record of the Mountain Caecilian *Gymnopsis syntrema* (Amphibia: Gymnophiona: Dermophiidae) in Mexico

Primer registro de la cecilia de montaña *Gymnopsis syntrema* (Amphibia: Gymnophiona: Dermophiidae) en México

Adriana González-Hernández¹, Omar Hernández-Ordóñez^{2,3}, Martín Cervantes-López² and Víctor H. Reynoso^{1✉}

¹Colección Nacional de Anfibios y Reptiles, Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito Exterior. Ciudad Universitaria, 04510 México, D. F., Mexico.

²Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México, Antigua Carretera a Pátzcuaro No. 8701, Ex Hacienda de San José de la Huerta, 58190 Morelia, Michoacán, Mexico.

³Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México. Av. Universidad 3000, 04510 Coyoacán, México D. F., Mexico.

✉ vreyoso@ib.unam.mx

Abstract. We document the first record of *Gymnopsis syntrema* (Dermophiidae) for Mexico. A single individual was found in the Montes Azules Biosphere Reserve, Lacandona region, in the southeast of Mexico. The specimen was collected in an old-growth forest site at the beginning of the rainy season on May, 2012 and extends former known distribution 88 km west from the nearest locality in Guatemala. We also present an updated distribution map of the species based on all known records of the species to date. With this new record, the number of amphibian species in Mexico increases to 377.

Key words: caecilians, diversity, herpetofauna, tropical rain forest, Lacandona, Chiapas.

Resumen. Presentamos el primer registro de *Gymnopsis syntrema* (Dermophiidae) para México. Se encontró un único individuo en la Reserva de la Biosfera Montes Azules, en la región de la lacandona, al sureste de México. El ejemplar fue recolectado en mayo de 2012 en bosque maduro al inicio de la temporada de lluvias, extendiendo la distribución conocida de la especie 88 km al oeste de su localidad más cercana en Guatemala. Presentamos un mapa actualizado de la especie basado en todos los registros conocidos a la fecha. Con este nuevo registro, el número de especies de anfibios en México se incrementa a 377.

Palabras clave: cecilidos, diversidad, herpetofauna, bosque tropical húmedo, lacandona, Chiapas.

Caecilians (Order Gymnophiona) are the most poorly known amphibians because of their low abundance and secretive habits. They are a highly specialized, limbless group with a long annulated body and sensitive tentacles on either side of the snout. Most species are tropical, fossorial predators with a great diversity in shape, ecology, and reproductive habits (Zug et al., 2001; Vitt and Caldwell, 2009).

Of the 4 known genera of the family Dermophiidae only *Dermophis* and *Gymnopsis* are Mesoamerican endemics, of which only *Dermophis glandulosus* extends to northern Colombia (Wilkinson et al., 2011). Prior to this report,

only 2 species of the genus *Dermophis*, *D. mexicanus* and *D. oaxacae* were known from Mexico; and the 2 species of the genus *Gymnopsis*, *G. multiplicata* and *G. syntrema* were restricted to Central America (Wilkinson et al., 2011). Both genera inhabit low and intermediated elevations of tropical premontane regions from sea level to 900 m elevation in southern Mexico and Guatemala, and up to 1400 m elevation in Costa Rica and western Panama (Savage and Wake, 1972).

The mountain caecilian *Gymnopsis syntrema* is called in Guatemala talpacua (Campbell, 1998). As described by Wake and Campbell (1983), Lee (2000) and Campbell (1998), it is moderately small and thin, from 250 to 307 mm in total length. The head and body are similar in width, the snout is rounded in dorsal view and the upper jaw is

Recibido: 24 abril 2013; aceptado: 16 diciembre 2013

protracted beyond the lower jaw. The eyes are reduced, visible as spots or with the orbit sometimes covered with skin or even the squamosal bone, and the sensorial tentacle is in front of the eye. The primary rings vary from 128 to 132 and the secondary rings from 63 to 93 (193 to 132 in total). It has small scales between the primary and secondary rings, which increase in size posteriorly. The tail has a rounded end.

Because of its shape and coloration, this small, thin amphibian species can be easily confused with earthworms. The head and anterior portion of the body are normally pink, but the coloration of some specimens varies from dark grey, to brown or black, limiting the pink coloration to the ventral surface of the head. The ventral surface of the head can also be light gray or brownish yellow (Campbell, 1998). As with other caecilians, *Gymnopsis syntrema* burrows in loose soil in primary and secondary vegetation in humid tropical or subtropical forest, between 400 and 1 000 m in elevation. Most of the life history data remain unknown. It is thought to feed on worms and perhaps other soil invertebrates and reproduction is thought to be similar to that of *G. multiplicata*, which produces from 2 to 12 offspring (Lee, 2000; Campbell, 1998). *Gymnopsis syntrema* is rarely seen in the wild, although Acevedo et al. (2004) reported that many specimens, deposited at the University of Texas at Arlington (UTA), were dug out by a bulldozer in Chichipate, Izabal, eastern Guatemala. Apparently, eleven of these specimens are the ones used by Ducey et al. (1993) in burrowing behavior experiments.

Gymnopsis syntrema appears to be thoroughly reported patchily in central Guatemala and southern Belize (Campbell, 1988). So far we have found only 6 specimens reported with accurate locality data at the Global Biodiversity Information Facility (GBIF, 2012), BERDS (2012), and the reference collection of the Biology Department in the Universidad del Valle, Guatemala (UVG). Reported localities for Guatemala are: ca. 8 Km south east Chisec, Alta Verapaz, GBIF: 15°45' N, 90°15' W (Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, SMNS: Herpetologie: 2245); Finca El Volcán, Alta Verapaz, ca. 15°30'10" N, 89°51'42" W (Savage and Wake, 2001); Aldea Vista Hermosa, Los Amates, Izabal, GBIF: ca. 15°15'20" N, 89°05'48" W 650 m elev. (Kansas University, Herpetology, KUH: 189566, possibly same as in Savage and Wake, 2001); Finca Semuc, Sierra de Santa Cruz, El Estor, Izabal, 15°40'0.12" N, 89°28'59.88" W and 15°41'32.28" N, 89°21'7.92" W, 500 m elev. (Universidad del Valle, Guatemala, UVG 507 and UVG 929); and, Chichipate, southern Sierra de Santa Cruz, Izabal, ca. 15°28'34" N, 89°27'54" W (Acevedo et al., 2004 specimens at the University of Texas at Arlington, UTA). Campbell (1998) reported this species from the Sierra de las Minas, Izabal,

ca. 15°17'34" N; 89°28'17" W (see also Frost, 2011); Sierra de Chinajá in Petén, Alta Verapaz, ca. 15°58'21" N, 90°12'05" W; and, from the Sierra de Merendón (uncertain locality, possibly in Chiquimula province) (Fig. 1). In Belize it was reported from the Mayan Mountains: Upper Raspaculo River, Chiquibul, Cayo, ca. 16°47' N, 88°55'24" W, elev. 600 m (BERDS: Specimen ID: 90758; Rogers and Sutton, 1991; Stafford, 1994; Lee 1996) (Fig. 1). The map provided by the IUCN (Acevedo et al., 2004) is far from complete, restricting the distribution of *G. syntrema* around Lake Izabal and Belize, ignoring all other Guatemalan records. Cope (1866) described the type locality of the species from "the neighbouring region of Honduras" and Taylor (1968) later referred it to "the northern coast of Honduras". That the distribution of this species might extend to Honduras has been mentioned in the literature, but no documented record exists and it is not listed in the most recent Honduran herpetofaunal lists (e.g., Townsend and Wilson, 2010).

Here, we report the first record of the caecilian *Gymnopsis syntrema* in Mexico. The specimen was found on May 25th, 2012 in Ruinas location at the Montes Azules Biosphere Reserve, Municipality of Ocosingo, Chiapas, Mexico, (16°06'35.21" N, 91°00'59.10" W; Datum= WGS84; 300 m elev.; Fig. 1). The specimen was found on the ground, near the edge of a small stream within pristine tropical rainforest in the early rainy season during an afternoon storm. Associated microenvironmental conditions at the site were: average temperature at 1.5 m of the ground= 24.48 ± 2.21 °C (max= 31.52 °C; min= 20.19 °C); and, average humidity at 1.5 m from the ground= $96.99 \pm 5.6\%$ (Max. 100%; Min. 69.6%). In addition we characterized the vegetation structure: litter percentage average, 49.5% (SD 13.8%); average of number of trees with a diameter at breast height larger than 30 cm, 1.16 per 4m² (SD 0.7); average of palms, 4.6 per 4m² (SD 2.8) and average of ferns 3.5 per 4m² (SD 3.7). Temperature and humidity values were measured with data-loggers placed in the site during dry season (March) and wet season (August), 2011, and from May to July, 2012.

This is the first definite report for both the genus and the species for Mexico and the westernmost report for the species. It extends the known distribution 88 km west from the nearest locality in the Sierra de Chinajá in Petén, Guatemala (ca. 15°58'21" N, 90°12'05" W; Campbell, 1998) and is the lowest known elevation record at 300 m. The specimen (Fig. 2) was deposited in the Colección Nacional de Anfibios y Reptiles in the Instituto de Biología of the Universidad Nacional Autónoma de México under the accession number CNAR-IBH 26015.

According to Taylor (1968) *Siphonops oligozonus* described by Cope (1877) and synonymized by Nussbaum

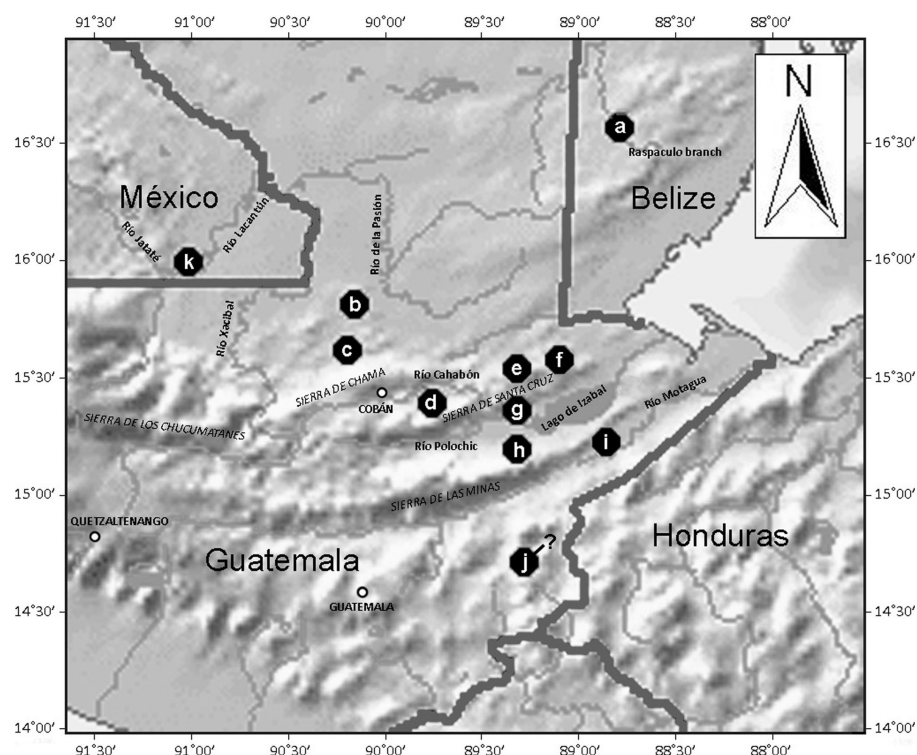


Figure 1. Distribution map of *Gymnopsis syntrema* based upon reported specimens. Belize: (a) Chiquibul, Cayo. Guatemala: (b) Sierra de Chinajá, Alta Verapaz; (c) Chisec, Alta Verapaz; (d) Finca El Volcán, Alta Verapaz; (e, f) Finca Semuc, Sierra de Santa Cruz, El Estor, Izabal; (g) Chichipate, Izabal; (h) Sierra de las Minas, Izabal; (i) Los Amates, Izabal (j); Sierra de Merendón (possibly Chiquimula). México: (k) Ocosingo, Chiapas.

(1988) with *Gymnopsis syntrema* was described from a specimen of “uncertain” locality, possibly Chiapas or Tehuantepec in Mexico. According to Cochran (1961) the specimen USNM 25187 is the holotype designated by Cope (1877) for *S. oligozonus*. This specimen, however, does not have any associated locality information to verify where it was collected (Smithsonian, 2012).

The new specimen has a long and slender body distinctively different from the stouter *Gymnopsis multiplicata*. The eye is covered by skin and the tactile tentacle is placed just below the eye, far posterior to the nostril. It has 126 primary rings and 69 secondary rings, and the tail is rounded and restricted to the posterior end of the body. The rings are pink contrasting with the reddish-brownish folds. The head and the tail are pink and the venter is slightly paler than the dorsum.

Gymnopsis syntrema is listed as Data Deficient in the IUCN red list, and it is not listed in CITES. This species should be immediately placed on the Mexican protected species list NOM-059-SEMARNAT (Semarnat, 2010) as it is a rare and restricted species endemic to western

Central America with a very limited distribution within Mexico. In addition, deforestation rates in some regions of the Lacandona Forest are high (Mendoza and Dirzo, 1999; Couturier et al., 2012), and it is still unknown if the species is distributed widely within the Montes Azules Biosphere Reserve.

Prior to our report 376 amphibian species were known within the Mexican territory (Parra-Olea et al., 2014); now the number of known species has increased to 377.

Acknowledgements

We thank J. A. Campbell for providing some information regarding locality data and M. G. Palomo for providing locality data from the reference collections at the Universidad del Valle de Guatemala. We especially thank Fermín Jamangape for support in the field, and comments of two anonymous reviewers to the manuscript. The specimen was verified by Luis Canseco Márquez (Museum of Zoology “Alfonso L. Herrera”, UNAM). We thank funding by the UNAM’s “Dirección General



Figure 2. Specimen CNAR-IBH 26015, first finding of the caecilian *Gymnopsis syntrema* in Mexico from Ruinas at the Montes Azules Biosphere Reserve, Municipality of Ocosingo, Chiapas, southern Mexico (16°06'35.21" N, 91°00'59.10" W; 300 m elev.).

de Personal Académico" (PAPIIT IN229507) and Idea Wild for providing field equipment. OHO thanks Miguel Martínez Ramos for logistical support, Conacyt for a graduate fellowship (216024) and Posgrado en Ciencias Biológicas (UNAM). The specimen was collected under special permit to VHR: Oficio Núm/SGPA/DGVS/02132, Semarnat.

Literature cited

- Acevedo, M., J. Lee, M. Wilkinson, M. Wake, T. Papenfuss and C. Vásquez. 2004. *Gymnopsis syntrema*. IUCN Red List of Threatened Species. <http://www.iucnredlist.org>; last accessed: 12.XI.2013.
- BERDS (The Biodiversity and Environmental Resource Data System of Belize). 2012. Belmopan Belize. <http://dnss0.ltbp.org/>; last accessed: 12.XI.2013.
- Campbell, J. A. 1998. Amphibians and reptiles of northern Guatemala, the Yucatán and Belize. University of Oklahoma Press. Norman 380 p.
- Cochran, D. M. 1961. Type specimens of reptiles and amphibians in the U.S. National Museum. Bulletin of the United States National Museum 220:1-289.
- Cope, E. D. 1866. Fourth contribution to the herpetology of tropical America. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia 18:123-132.
- Cope, E. D. 1877. Tenth contribution to the herpetology of tropical America. Proceedings of the American Philosophic Society 17:85-98.
- Couturier, S., J. M. Núñez and M. Kolb. 2012. Measuring tropical deforestation with error margins: a method for REDD monitoring in South-Eastern Mexico. In Tropical Forests, S. Padmini (ed.) Intech-Open Access Company, p. 269-296. Available in <http://www.intechopen.com/books/tropical-forests/measuring-tropical-deforestation-with-error-margins-a-method-for-redd-monitoring-in-south-eastern-me>;
- last access: 13.IV.2014.
- Ducey, P. K., D. R. Formanowicz, L. Boyet, J. Mailloux and R. A. Nussbaum. 1993. Experimental examination of burrowing behavior in caecilians (Amphibia: Gymnophiona). effects of soil compaction on burrowing ability of four species. Herpetologica 49:450-457.
- Frost, D. R. 2011. Amphibian species of the World. American Museum of Natural History. <http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/>; last accessed: 12.XI.2013.
- GBIF (Global Biodiversity Information Facility). 2012. Biodiversity occurrence data published. University of Kansas Biodiversity Institute and National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (*Gymnopsis syntrema*). <http://data.gbif.org/species/2430979/>; last accessed: 12.XI.2013.
- Lee, J. C. 1996. The amphibians and reptiles of the Yucatán Peninsula. Comstock Publishing Associates, Cornell University Press, Ithaca. 500 p.
- Lee, J. C. 2000. A field guide to the amphibians and reptiles of the Maya World: The lowlands of Mexico, Northern Guatemala and Belize. Comstock Publishing Associates, Cornell University Press, Ithaca. 402 p.
- Mendoza, E. and R. Dirzo. 1999. Deforestation in Lacandonia (southeast México). Evidence for the declaration of the northernmost tropical hot spot. Biodiversity and Conservation 8:1621-1641.
- Nussbaum, R. A. 1988. On the status of *Copeotyphlinus syntremus*, *Gymnopsis oligozona*, and *Minascaecilia sartoria* (Gymnophiona, Caeciliidae): a comedy of errors. Copeia 4: 921-928.
- Parra-Olea, G., O. Flores-Villela and C. Mendoza-Almeralla. 2014. Biodiversidad de anfibios en México. Revista Mexicana de Biodiversidad 85:S460-S466.
- Rogers, A. D. F. and D. A. Sutton. 1991. Report of the 1991 joint services scientific expedition to the upper Raspaculo River, Belize, Central America, January-March 1991. The Natural History Museum and HM stationery Office, London.
- Savage, J. M. and M. H. Wake. 1972. Geographic variation and systematic of the Middle American Caecilians, Genera *Dermophis* and *Gymnopsis*. Copeia 1972:680-695.
- Savage, J. M. and M. H. Wake. 2001. Reevaluation of the status of taxa of Central American caecilians (Amphibia: Gymnophiona) with comments on their origin and evolution. Copeia 2001:52-64.
- Semarnat. 2010. NOM-059-SEMARNAT. 2010. Norma Oficial Mexicana Protección Ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres -Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio -Lista de especies en riesgo, 2nd Edition. Diario Oficial de la Federación, México.
- Smithsonian National Museum of Natural History. 2012. Division of amphibians and reptiles database. Collection: *Gymnopsis syntrema*. Smithsonian National Museum of Natural History, Washington D. C. <http://collections.mnh.si.edu/search/herps/?irn=6203418>; last accessed: 12.XI.2013.
- Stafford, P. J. 1994. Herpetology and ichthyology. In Report on the joint services expedition to the Upper Raspaculo River,

- Belize, Central America, April-June 1993, with a report on the Matola Expedition along the Lower Raspaculo River, P. Rogers, A. D., Sutton, D. A. and P. J. Stafford (eds.). Natural History Museum, London. p. 1-13.
- Taylor, E. H. 1968. The caecilians of the World: a taxonomic review. University of Kansas Press, Lawrence. 848 p.
- Townsend, J. H. and L. D. Wilson. 2010. Conservation of the Honduran herpetofauna: issues and imperatives. *In* Conservation of Mesoamerican Amphibians and Reptiles, L. D. Wilson, J. H. Townsend and J. D. Johnson. Eagle Mountain Publishing, L. C., Eagle Mountain, Utah. p. 460-487.
- Vitt, L. J. and J. P. Caldwell. 2009. Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles. 3rd Edition. Academic Press, Burlington, Massachusetts. 720 p.
- Wake, M. H. and J. A. Campbell. 1983. A new genus and species of caecilian from the sierra de Las Minas, Guatemala. *Copeia* 4:857-863.
- Wilkinson, M., D. San Mauro, E. Sherratt and D. J. Gower. 2011. A nine-family classification of caecilians (Amphibia: Gymnophiona). *Zootaxa* 2874:41-64.
- Zug, G. R., L. J. Vitt and J. P. Caldwell. 2001. Herpetology. An introductory biology of amphibians and reptiles, 2nd Edition. Academic Press, San Diego. 527 p.



Research note

First record of the invasive greenhouse frog (*Eleutherodactylus planirostris*) in the Mexican Caribbean

Primer registro de la rana de invernadero invasora (*Eleutherodactylus planirostris*) en el Caribe mexicano

José Rogelio Cedeño-Vázquez^{1✉}, Javier González-Vázquez², Arely Martínez-Arce¹ and Luis Canseco-Márquez³

¹Departamento de Sistemática y Ecología Acuática. El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal, Av. Centenario Km 5.5, 77014 Chetumal, Quintana Roo, Mexico.

²Aviario Xamán Ha, Paseo Xamán Ha Mz13-A, Fracc. Playacar, 77710 Playa del Carmen, Quintana Roo, Mexico.

³Departamento de Biología Evolutiva, Laboratorio de Herpetología, Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, Av. Universidad 3000, Ciudad Universitaria, Coyoacán, 04510, México, D.F., Mexico.

✉ rcedenov@ecosur.mx

Abstract. Based on morphological identification and a molecular analysis of specimens collected in the urban zone of Playa del Carmen in the state of Quintana Roo, we report the first record of the invasive greenhouse frog (*Eleutherodactylus planirostris*) in the Mexican Caribbean. The presence of *E. planirostris* in the Yucatán Peninsula suggests an urgent need for research to evaluate its invasion and ecological impacts.

Key words: new record, DNA barcodes, morphological analysis, molecular analysis, Playa del Carmen, Yucatán Peninsula.

Resumen. Con base en identificación morfológica y análisis molecular de ejemplares recolectados en la zona urbana de la ciudad de Playa del Carmen, Quintana Roo, informamos del primer registro de la rana de invernadero (*Eleutherodactylus planirostris*) en el Caribe mexicano. La presencia de *E. planirostris* en la península de Yucatán sugiere la necesidad de realizar urgentemente una investigación para evaluar su invasión y los posibles impactos ecológicos que puedan suscitarse.

Palabras clave: nuevo registro, códigos de barras de DNA, análisis morfológico, análisis molecular, Playa del Carmen, península de Yucatán.

Biological invasions are widely recognized as a significant component of human-caused global environmental change, often resulting in the loss of biological diversity and ecosystem function (Hulme, 2003). The greenhouse frog *Eleutherodactylus planirostris* has direct development (no aquatic stage) and deposits its eggs in moist soil, which facilitate human-mediated colonization (Christy et al., 2007) through transportation in potted plants (e.g. Kraus et al., 1999; Kraus and Campbell, 2002).

The greenhouse frog is native to the Caribbean islands of Cuba, Bahamas and Cayman Islands (Díaz and Cádiz, 2008; Olson et al., 2012a), but it has a wide non-native distribution in the United States, Mexico, Jamaica,

Grenada, Caicos Islands, the Miskito Cays of Nicaragua, Honduras, Panama City, Panama, and the Pacific islands of Hawaii and Guam (Díaz and Cádiz, 2008; McCrane et al., 2008; Kraus, 2009; Heinicke et al., 2011; Crawford et al., 2011; Olson et al., 2012a, 2012b).

Empirical observations indicate that the greenhouse frog is a highly successful invasive species (Bomford et al., 2009). For instance, after natural and human-assisted introductions occurred in the early 1900s in Florida USA, the greenhouse frog is now found throughout the state. It is suspected that human-assisted introductions often occur by hitch-hiking on commercial nursery plants (Heinicke et al., 2011; Kraus et al., 1999) and probably this is the way the greenhouse frog arrived in Mexico. Here, we report the first record of *E. planirostris* in the Mexican Caribbean confirmed by morphological and molecular data.

Recibido: 04 noviembre 2013; aceptado: 30 diciembre 2013

On 19 November 2010 at 14:00 h following a heavy rain, 3 small frogs were collected (field numbers JGV 303-305; 16, 20 and 21 mm snout-vent length [SVL], respectively) around a swimming pool at a condominium built in 1993 in the urban zone of Playa del Carmen, Quintana Roo, Mexico, 20°37' 52" N, 87°04' 21" W (Fig. 1). Living specimens were photographed (Fig. 2), sacrificed and preserved in 96% ethanol, and then deposited in the herpetological collection of the Museo de Zoología Alfonso L. Herrera of the Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) with catalogue numbers MZFC 27464-27466.

After the literature review of local amphibians, photographic comparisons, and use of taxonomic keys, we identified the specimens as belonging to the genus *Eleutherodactylus*, but based on information in Lee (1996, 2000), Campbell (1998), and Köhler (2011) morphological features of the collected frogs were inconsistent with any of the 9 species native to the Yucatán Peninsula. In order to identify our specimens to the species level, we conducted a genetic analysis using sequences from the mitochondrial gen Cytochrome Oxidase Subunit I (COI) (>600 bp). Tissue samples were obtained from each specimen by toe clipping.

Molecular protocols (DNA extraction, amplification and sequencing) were conducted in the barcoding laboratory of El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR) following the Canadian Center of DNA Barcoding (CCDB) public protocols (<http://www.dnabarcoding.ca>). To corroborate and compare our genetic material, we obtained 3 additional sequences of *E. planirostris*, including 2 from Panama and 1 from Cuba (Crawford et al., 2011), and 6 sequences

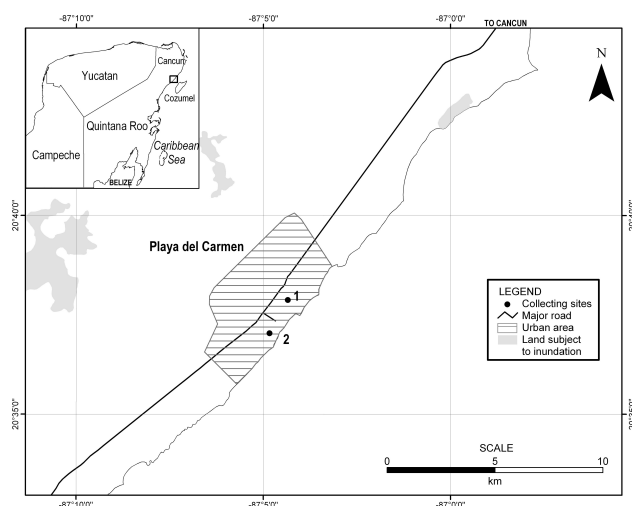


Figure 1. Collecting sites of *E. planirostris* in the urban zone of Playa del Carmen, Mexico.



Figure 2. The greenhouse frog, *Eleutherodactylus planirostris*. Specimens found in Playa del Carmen, Quintana Roo, Mexico. Vouchers MZFC 27464-66 (up to down order). Photos by H. Bahena-Basave.

of other species of *Eleutherodactylus* (*E. glamyus*, *E. eileenae*, *E. bartonsmithi*, *E. principalis*, *E. mariposa* and *E. ronaldi*) (Rodríguez et al., 2010), all downloaded from the Barcode of Life Database (www.boldsystems.org). A neighbor-joining (NJ) tree was reconstructed with a

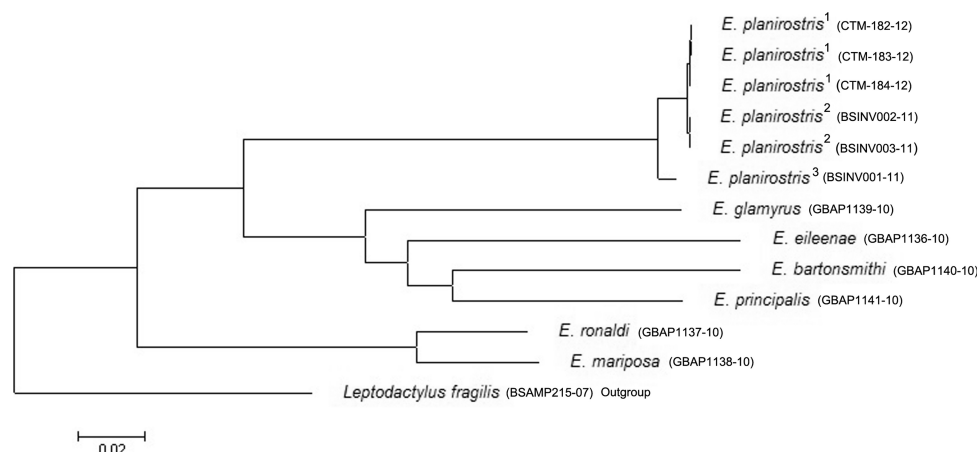


Figure 3. Neighbor-joining tree of *E. planirostris* based on K2P model. Each haplotype is depicted by a superscript number (1: Mexico; 2: Panama, and 3: Cuba). The numbers in parenthesis refer to access in the Barcode of Life Data Systems.

sequence of *Leptodactylus fragilis* as an outgroup (Fig. 3) using the software MEGA v. 4 (Tamura et al., 2007). Also, intra and interspecific *p* distances were calculated. Genetic sequences and metadata were deposited at Barcode of Life Data Systems (Ratnasingham and Hebert, 2007) under project *Eleutherodactylus* from Mexican Caribbean “EMC.”

Morphological characters described by Díaz and Cádiz (2008) confirmed that our specimens belong to *E. planirostris*: a small frog, up to 27.3 mm SVL; long and thin toes with tubercles in the inferior surface, not webbed and small digital discs; dorsum variable overlaid with granules and tubercles. There are 2 basic colour patterns: 1) a mottled tan and brown, and 2) a mottled tan and brown, with 2 yellow dorsolateral stripes extending from the eye along the length of the body (Lynn and Grant, 1940). The specimens we collected had the mottled tan and brown pattern (Fig. 2). This identification was confirmed with the intra and interspecific genetic *p* distances (1.4%, and 25.51% average value, respectively).

Clusters formed in our phenogram, indicate that the 3 specimens from Mexico belong to *E. planirostris* and consist of 3 different haplotypes (Mexico, Panama and Cuba). Both results (morphological and genetic) confirm for the first time the presence of the greenhouse frog in the state of Quintana Roo.

According to Kraus et al. (1999), in Hawaii *E. planirostris* potentially could eat indigenous, endemic arthropods, including species of insects and spiders of conservation concern. In a recent study in Hawaii, Olson and Beard (2012) found that this frog feeds mostly on leaf litter invertebrates, and consumption was estimated be

as great as 129,000 invertebrates ha/night. Despite these possible ecological impacts, the impacts of the greenhouse frog invasions remain largely unstudied (Olson et al., 2012a).

Ecological studies are therefore urgently needed to understand the effects of the greenhouse frog invasions. In Mexico *E. planirostris* was first reported in the state of Veracruz (Schwartz 1974), but subsequent records have not been forthcoming (Álvarez-Romero et al., 2008). In the case reported herein, after a heavy rain, on 18 June 2011 at 9:00 h, we collected another specimen (25 mm SVL; voucher deposited in the herpetological collection of the Museo de Zoología in ECOSUR campus Chetumal, Cat. Number ECO-CH 2949) in the facilities of the Xaman Ha Aviary, 20°37'6" N, 87°04'50" W (site 2; Fig. 1), located ca. 1650 m SW from the previous site, confirming the distribution of *E. planirostris* could be more widespread than previously thought. Furthermore, at the previous site we observed more adults (including calling males) and juveniles (only mottled individuals were found in both sites) in June 2013. This indicates an established population of *E. planirostris* now occurs in Playa del Carmen, which could be present over a wider area, and could spread beyond the urban zone in a short period of time. To address this concern, we strongly recommend that additional research be conducted to evaluate this invasion and its possible ecological impacts, and determine if control measures are necessary.

Sometimes invasive species are difficult to identify using only traditional morphology, and reference material for comparison often does not exist. For this reason, we suggest application of integrative taxonomy that includes

morphological and molecular characters to correctly identify species as in this case.

We thank Samuel Pech Ramírez for his help finding frogs, Humberto Bahena-Basave for the images, and Janneth A. Padilla Saldivar for constructing the map. We also thank Steven G. Platt, Larry D. Wilson, Karen H. Beard, and Fred Kraus for comments on the manuscript.

Literature cited

- Álvarez-Romero, J. G., R. A. Medellín, A. Oliveras-de Ita, H. Gómez-de Silva and O. Sánchez. 2008. Animales exóticos en México: una amenaza para la biodiversidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Instituto de Ecología, UNAM, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México, D.F., 218 p.
- Bomford, M., F. Kraus, S. C. Barry and E. Lawrence. 2009. Predicting establishment success for alien reptiles and amphibians: a role for climate matching. *Biological Invasions* 11:713-724.
- Campbell, J. A. 1998. Amphibians and reptiles of northern Guatemala, the Yucatán, and Belize. University of Oklahoma Press. Oklahoma. 380 p.
- Christy, M. T., C. S. Clark, D. E. Gee II, D. Vice, D. S. Vice, M. P. Warner, C. L. Tyrrell, G. H. Rodda and J. A. Savidge. 2007. Recent records of alien anurans on the Pacific Island of Guam. *Pacific Science* 61:469-483.
- Crawford, A. J., R. Alonso, C. A. Jaramillo, S. Sucre and R. Ibáñez. 2011. DNA barcoding identifies a third invasive species of *Eleutherodactylus* (Anura: Eleutherodactylidae) in Panama City, Panama. *Zootaxa* 2890:65-67.
- Díaz, L. M. and A. Cádiz. 2008. Guía taxonómica de los anfibios de Cuba. *Abc Taxa* Vol. 4. Royal Belgium Institute of Natural Sciences, Brussels. 294 p.
- Heinicke, M. P., L. M. Diaz and S. B. Hedges. 2011. Origin of invasive Florida frogs traced to Cuba. *Biology Letters* 7:407-410.
- Hulme, P. E. 2003. Biological invasions: winning the science battles but losing the conservation war? *Oryx* 37:178-193.
- Köhler, G. 2011. *Amphibians of Central America*. Herpeton Verlag Elker Köhler. Offenbach, Germany. 379 p.
- Kraus, F. 2009. Alien reptiles and amphibians: a scientific compendium and analysis. Springer Science and Business Media B. V. Dordrecht, Netherlands. 563 p.
- Kraus, F. and E. W. Campbell. 2002. Human-mediated escalation of a formerly eradicable problem: The invasion of Caribbean frogs in the Hawaiian Islands. *Biological Invasions* 4:327-332.
- Kraus, F., E. W. Campbell, A. Allison and T. Pratt. 1999. *Eleutherodactylus* frog introductions to Hawaii. *Herpetological Review* 30:21-25.
- Lee, J. C. 2000. A field guide to the amphibians and reptiles of the Maya world. The lowlands of Mexico, northern Guatemala, and Belize. Cornell University Press, Ithaca. 402 p.
- Lee, J. C. 1996. The amphibians and reptiles of the Yucatán Peninsula. Cornell University Press, Ithaca. 500 p.
- Lynn, W. G. and C. Grant. 1940. The herpetology of Jamaica. *Bulletin of the Institute of Jamaica Science Series* 1:1-148.
- McCrane, J. R., J. R. Collart, F. E. Castañeda and J. M. Solis. 2008. Geographic distribution: *Eleutherodactylus (Euhyas) planirostris*. *Herpetological Review* 39:362.
- Olson, C. A. and K. H. Beard. 2012. Diet of the introduced greenhouse frog in Hawaii. *Copeia* 1:121-129.
- Olson, C. A., K. H. Beard and W. C. Pitt. 2012a. Biology and impacts of Pacific Island Invasive Species. 8. *Eleutherodactylus planirostris*, the Greenhouse Frog (Anura: Eleutherodactylidae). *Pacific Science* 66:255-270.
- Olson, C. A., K. H. Beard, D. N. Koons and W. C. Pitt. 2012b. Detection probabilities of two introduced frogs in Hawaii: implications for assessing non-native species distributions. *Biological Invasions* 14:889-900.
- Ratnasingham, S. and P. D. N. Hebert. 2007 BOLD: The barcode of life data system (<http://www.barcodinglife.org>). *Molecular Ecology Notes* 7:355-364.
- Rodríguez, A., M. Vences, B. Nevado, A. Machordom and E. Verheyen. 2010. Biogeographic origin and radiation of Cuban *Eleutherodactylus* frogs of the *auriculatus* species group, inferred from mitochondrial and nuclear gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 54:179-86.
- Schwartz, A. 1974. *Eleutherodactylus planirostris*. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles* 154:1-4.
- Tamura, K., J. Dudley, M. Nei and S. Kumar. 2007 MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. *Molecular Biology and Evolution* 24:1596-1599.



Research note

New state record for the snake *Amastridium sapperi* (Squamata: Dipsadidae) from Hidalgo, Mexico

Nuevo registro estatal de la serpiente *Amastridium sapperi* (Squamata: Dipsadidae) para Hidalgo, México

Daniel Lara-Tufiño^{1✉}, Raquel Hernández-Austria¹, Larry David Wilson², Christian Berriozabal-Islas¹ and Aurelio Ramírez-Bautista¹

¹Centro de Investigaciones Biológicas (CIB), Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Apartado postal 1-69, Plaza Juárez, 42001 Pachuca, Hidalgo, Mexico.

²Centro Zamorano de Biodiversidad, Escuela Agrícola Panamericana Zamorano. Zamorano, Departamento de Francisco Morazán, Honduras.

✉jdanieluah@hotmail.com

Abstract. The dipsadid snake *Amastridium sapperi* is reported for the first time from the state of Hidalgo, Mexico. The single male specimen was found in a shaded coffee grove, which agrees well with the habitat preference shown by other male specimens reported from Mexico. This snake is broadly distributed, but rarely encountered and was not evaluated by either the Semarnat or IUCN systems of conservation assessment, although it has been evaluated using the EVS measure. Also included are details of body length, scutellation, dentition, coloration, testicular development, diet, habitat, and conservation status.

Key words: *Amastridium sapperi*, geographic distribution, Hidalgo, Mexico.

Resumen. Se registra por primera vez la culebra Dipsadidae *Amastridium sapperi* para el estado de Hidalgo, México. El ejemplar es un individuo macho encontrado en un cafetal de sombra, el cual coincide con las características mostradas en otros ejemplares machos documentados previamente para México. Esta serpiente se distribuye ampliamente, pero rara vez se la encuentra y no está considerada por sistemas para la evaluación de la conservación como Semarnat o IUCN; sin embargo, se ha evaluado empleando el método de EVS. También se incluyen datos sobre la longitud del cuerpo, escutelación, dentición, coloración, desarrollo testicular, dieta, hábitat y estatus de conservación.

Palabras claves: *Amastridium sapperi*, distribución geográfica, Hidalgo, México.

Amastridium Cope, 1861, is a dipsadid snake genus (Pyron et al., 2013) containing 2 species, *A. sapperi* (Werner, 1903) and *A. veliferum* Cope, 1861. These 2 taxa had long been considered separate, allopatric species (Smith, 1971; Savage, 2002). Wilson and Meyer (1969) argued, however, that these 2 taxa were conspecific, based on the discordant nature of the variation in the characters used to distinguish them, and maintained that position for a number of years (Wilson and Meyer, 1985; Wilson, 1988). Soon after the Wilson and Meyer (1969) review appeared, however, Smith (1971) opined that northern and southern populations were distinguishable on the basis of the presence of a loreal scale and a relatively high

number of ventrals in the former (144-170), and the lack of this scale and the presence of a relatively low number of ventrals (111-134) in the latter. Smith concluded that these 2 groups should be recognized as subspecies. Savage (2002) accepted Smith's (1971) argument, but recognized the taxa *sapperi* and *veliferum* as separate species-level taxa, a position that has been followed by several other authors (Köhler, 2008; Acevedo et al., 2010; Johnson et al., 2010; Stafford et al., 2010; Townsend and Wilson, 2010; Wilson and Johnson, 2010; McCranie, 2011; Wilson et al., 2013) in recent years. Interestingly however, only 1 species is recognized on The Reptile Database website (accessed 5 July 2013). At present, we consider *A. sapperi* to be the valid name for the northern population by adhering to the evolutionary species concepts as discussed by Porras et al. (2013). *Amastridium sapperi* has an allopatric

Recibido: 24 julio 2013; aceptado: 13 noviembre 2013

distribution and discernible taxonomic characters, and thus is considered a separate evolutionary lineage.

Amastridium sapperi occurs in Mexico, Belize, Guatemala, and Honduras, at elevations ranging from 100-1 600 m (Wilson and Johnson, 2010). In Mexico (Fig. 1), it is recorded from the states of Nuevo Leon, Tamaulipas, Puebla, Veracruz, Oaxaca, and Chiapas (Wilson and Meyer, 1969; Smith, 1971; Canseco-Márquez and Gutiérrez-Mayén, 2006). *Amastridium veliferum* Cope (1861) is distributed from extreme southern Nicaragua to Colombia (Wilson and Meyer, 1969; Savage, 2002; Rueda-Almonacid and Rueda-Martínez, 2004).

Amastridium sapperi occurs in natural settings in lowland and premontane rain forest, lowland dry forest, premontane moist forest, and lower montane wet forest (Wilson and Johnson, 2010), and anthropogenic situations such as shaded coffee plantations (Wilson and Meyer, 1969; McCranie, 2011) and citrus groves (Stafford and Meyer, 2000), and in microhabitats such as decaying logs, leaf litter, and soil. The diet is known to consist of invertebrates such as millipedes and vertebrates, among which are frogs of the genus *Eleutherodactylus* and lizards of the genus *Lepidophyma* (Martin, 1955; Pérez-Higareda et al., 2007). It is an oviparous species; Pérez-Higareda et al. (2007) reported a female from the Los Tuxtlas, Veracruz, region that contained 2 well-developed eggs in October.

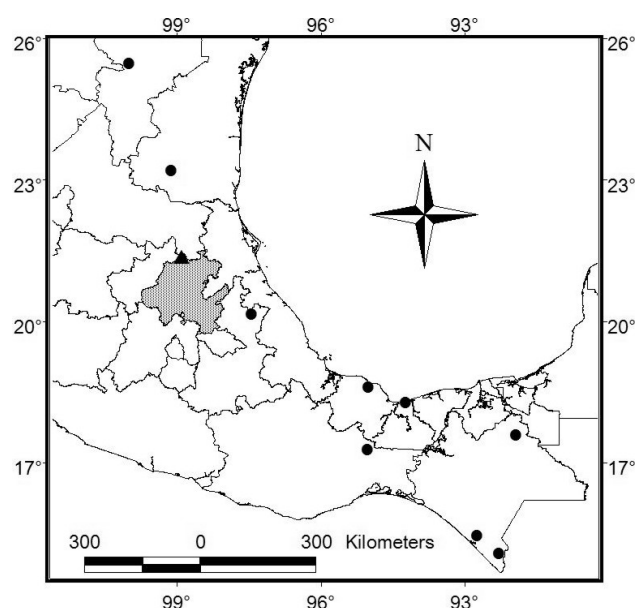


Figure 1. Geographic distribution of *A. sapperi* in Mexico, including the new record for Hidalgo. Circles, the historical records; triangle, the new record for Hidalgo.

On 29 June 2013 at 22:30 hours, an adult male *A. sapperi* was collected at 560 m in the town of La Cueva, Municipality de Pisaflores, Hidalgo (21°16'00" N, 98°59'50" W; Fig. 1). The snake was captured while crawling on a rural road in a shaded coffee plantation. Collecting was allowed under permit number SGPA/DGVS/02419/13 issued by Semarnat (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). The specimen (CIB-4300) is deposited in the herpetological collection of the Centro de Investigaciones Biológicas (CIB), Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.

The specimen depicted in figure 2 (A, B) has a SVL length of 385 mm and a tail length of 164 mm. The scutellation is as follows: nasal divided; canthal edge sharp; supralabials 7-7, third and fourth entering the orbit; parietal separated from fifth supralabial by anterior temporal(s); loreal present; preoculars 1-1; postoculars 2-2; temporals 2-1 (temporals fused on right side); infralabials 9-9, 4 in contact with first pair of chin shields and 2 with the second pair; ventrals 149; cloacal scute divided; subcaudals 90, divided; dorsal scales in 17-17-17 rows, scales in cervical region with 2 apical pits, smooth on rest of body, except for scales on tail lightly keeled. Maxillary teeth are 11-12, which increase in size from anterior to posterior. The coloration in life was as follows: ground color of head yellowish red with dark gray spots on the rostral, prefrontal, frontal, supraoculars and parietals; supralabials dark brown, each with a pale central spot, with the exception of the seventh; mental, infralabials and both pairs of chin shields pale brown, with the mental and the first 4 infralabials each with central spot; iris dark brown; dorsum of body and tail dark olive brown, with a series of small pale spots, each confined to a single scale on the 5th row and separated from one another by 2 to 3 scales; ground color of entire venter gray heavily patterned with dark gray markings (Fig. 2 B).

The data on scutellation, morphometrics (body and tail lengths), and coloration for this specimen are mostly within the ranges described in the original description of

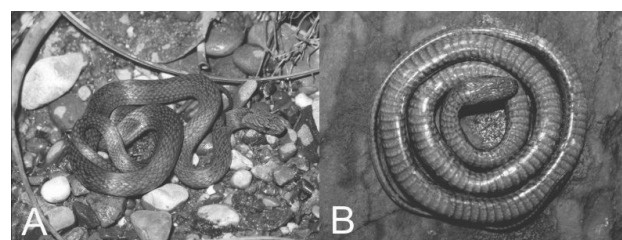


Figure 2. A, male *A. sapperi* encountered at the locality La Cueva, Municipality of Pisaflores, Hidalgo. B, ventral view of the specimen reported. Photographs by Daniel Lara Tufiño.

A. sapperi (Werner, 1903), as well as those reported for specimens from populations in Nuevo León, Tamaulipas, Veracruz, and Chiapas discussed by Wilson and Meyer (1969) and those from Oaxaca and Chiapas reported by Smith (1971) and Blaney and Kimmich-Blaney (1978). The Hidalgo specimen, however, has 90 subcaudals, a number greater than the maximum of 86 previously reported for the species by Wilson (1988). In addition, it has a greater total length (549 mm) than previously reported for the species in Mexico (378 mm) by Smith (1944). Finally, the dorsal coloration (dark olive brown) is relatively paler than individuals previously reported from other populations (Wilson and Meyer, 1969).

The individual collected exhibited advanced testicular development, with the right testicle measuring 22.2×5.4 mm and the left 24.9×5.1 mm, and thus appeared to be reproductively active. The stomach contained mineral matter and teeth of a snake, the latter representing a previously unreported element in the diet of this species.

This male specimen represents a first record for the state of Hidalgo. It also belongs to a rare species, and most of the reported specimens are females (Wilson and Meyer, 1969; Smith, 1971). We are aware of only 5 males reported for Mexico (Smith, 1944; Wilson and Meyer, 1969; Ramírez-Bautista, 1977; Blaney and Kimmich-Blaney, 1978). The features exhibited by the Hidalgo specimen generally are in agreement with those of the males previously reported for the country.

The new record extends the distribution of the species 204 km northwest of the nearest locality, Cuetzalan del Progreso, Puebla (Canseco-Márquez and Gutiérrez-Mayén, 2006), and increases the number of genera to 44 and species to 84 of snakes known from the state of Hidalgo (Ramírez-Bautista et al., 2013).

The relatively few specimens of *A. sapperi* recorded from Mexico were found in tropical rain forest and cloud forest, as well as in shaded coffee plantations, as noted above, which suggests that this species would be susceptible to more drastic land-use changes such as the introduction of pastures and crop monocultures. *Amastridium sapperi* is given no status in the Semarnat system and is not evaluated by the IUCN (Wilson et al., 2013). Wilson et al. (2013), however, placed this species within the medium category of environmental vulnerability, with an EVS of 10. Nonetheless it is important to acquire more information on distribution and ecological requirements in order to establish more appropriate conservation measures for this snake.

The authors wish to thank A. Lozano, L. Badillo-Saldaña, R. Cruz-Elizalde, U. Hernández-Salinas, I. Magno-Benítez, and the people of the communities of La Cueva and Casas Viejas of the Pisaflores Municipality for

their logistic help. This study was supported financially by the projects Conabio FB1580/JM001/12 and Fomix 2012/191908.

Literature cited

- Acevedo, M., L. D. Wilson, E. B. Cano and C. Vásquez-Almazán. 2010. Diversity and conservation status of the Guatemalan herpetofauna. *In* Conservation of Mesoamerican amphibians and reptiles, L. D. Wilson, J. H. Townsend and J. D. Johnson (eds.). Eagle Mountain Publishing, L. C., Eagle Mountain, Utah. p. 406-435.
- Blaney, R. M. and P. Kimmich-Blaney. 1978. Additional specimens of *Amastridium veliferum* Cope (Serpentes: Colubridae) from Chiapas, México. *The Southwestern Naturalist* 23:269.
- Canseco-Márquez, L. and M. G. Gutiérrez-Mayén. 2006. Herpetofauna del municipio de Cuetzalan del Progreso, Puebla. *In* Inventarios herpetofaunísticos de México: avances en el conocimiento de su biodiversidad, A. Ramírez-Bautista, L. Canseco-Márquez and F. Mendoza-Quijano (eds.). Publicación Especial de la Sociedad Herpetológica Mexicana No. 3. p. 180-196.
- Cope, E. D. 1861. Descriptions of reptiles from tropical America and Asia. *Proceeding of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 11:368-374.
- Johnson, J. D., V. Mata-Silva and A. Ramírez-Bautista. 2010. Geographic distribution and conservation of the herpetofauna of southeastern Mexico. *In* Conservation of Mesoamerican amphibians and reptiles, L. D. Wilson, J. H. Townsend and J. D. Johnson (eds.). Eagle Mountain Publishing, L. C., Eagle Mountain, Utah. p. 322-369.
- Köhler, G. 2008. *Reptiles of Central America*. Second edition. Herpeton, Offenbach, Germany. 400 p.
- Martin, P. S. 1955. Herpetological records from the Gómez Farías region of southwestern Tamaulipas, Mexico. *Copeia* 3:173-180.
- McCrane, J. R. 2011. *The snakes of Honduras: systematics, distribution, and conservation*. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Contributions to Herpetology, Vol.19, Ithaca. 714 p.
- Pérez-Higareda, G., M. A. López-Luna and H. M. Smith. 2007. *Serpientes de la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México. Guía de identificación ilustrada*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. 189 p.
- Porras, L. W., L. D. Wilson, G. W. Schuett and R. S. Reiserer. 2013. A taxonomic reevaluation and conservation assessment of the common cantil, *Agkistrodon bilineatus* (Squamata: Viperidae): a race against time. *Amphibian & Reptile Conservation* 7:48-73.
- Pyron, R. A., F. T. Burbrink and J. J. Wiens. 2013. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BioMed Central Evolutionary Biology* 13:93.
- Ramírez-Bautista, A. 1977. Algunos anfibios y reptiles de

- la región de "Los Tuxtlas" Veracruz. Tesis, Facultad de Biología. Universidad Veracruzana. Xalapa. 183 p.
- Ramírez-Bautista, A., C. S. Berriozabal-Islas, R. Cruz-Elizalde, U. Hernández-Salinas and L. M. Badillo-Saldaña. 2013. Rediscovery of the snake *Chersodromus rubriventris* (Squamata: Colubridae) in cloud forest from Sierra Madre Oriental, México. *Western North American Naturalist* 73:392-398.
- Rueda-Almonacid, J. V. and J. N. Rueda-Martínez. 2004. Primer registro de una serpiente del género *Amastridium* Cope, (Serpentes: Colubridae), para Sudamérica. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 28:291-293.
- Savage, J. M. 2002. The amphibians and reptiles of Costa Rica: a herpetofauna between two continents, between two seas. The University of Chicago Press, Chicago. 934 p.
- Smith, H. M. 1944. Snake of the Hoogstral expeditions to northern Mexico. *Zoological Series of the Field Museum of Natural History* 29:135-152.
- Smith, H. M. 1971. The snake genus *Amastridium* in Oaxaca, México. *Great Basin Naturalist* 31:254-255.
- Stafford, P. J. and J. R. Meyer. 2000. A guide to the reptiles of Belize. Academic Press, London. 356 p.
- Stafford, P. J., P. Walker, P. Edgar and M. G. Penn. 2010. Distribution and conservation of the herpetofauna of Belize. *In* Conservation of Mesoamerican amphibians and reptiles, L. D. Wilson, J. H. Townsend and J. D. Johnson (eds.). Eagle Mountain Publishing, L.C., Eagle Mountain, Utah. p. 370-405.
- The Reptile Database. 2013. <http://reptile database.reptarium.cz/species?genus=Amastridium& species=veliferum>; last access: 5.VI.2013.
- Townsend, J. H. and L. D. Wilson. 2010. Conservation of the Honduran herpetofauna: issues and imperatives. *In* Conservation of Mesoamerican amphibians and reptiles, L. D. Wilson, J. H. Townsend and J. D. Johnson (eds.). Eagle Mountain Publishing, L. C., Eagle Mountain, Utah. p. 460-487.
- Werner, F. 1903. Ueber reptilian und batrachier aus Guatemala und China in der zoologischen Staats-Sammlung in München nebst einem Anhang über seltene Formen aus anderen Gegenden. *Abhandlungen Königlich Bayerische Akademie der Wissenschaften* 22:343-384.
- Wilson, L. D. 1988. *Amastridium*, *A. veliferum*. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles* 449.1-449.3.
- Wilson, L. D. and J. D. Johnson. 2010. Distributional patterns of the herpetofauna of Mesoamerica, a biodiversity hotspot. *In* Conservation of Mesoamerican amphibians and reptiles, L. D. Wilson, J. H. Townsend and J. D. Johnson (eds.). Eagle Mountain Publishing, L. C., Eagle Mountain, Utah. p. 30-235.
- Wilson, L. D. and J. R. Meyer. 1969. A review of the colubrid snake genus *Amastridium*. *Bulletin of the Southern California Academy of Science* 68:146-160.
- Wilson, L. D. and J. R. Meyer. 1985. The snakes of Honduras. Milwaukee Public Museum, Milwaukee. 150 p.
- Wilson, L. D., V. Mata-Silva and J. D. Johnson. 2013. A conservation reassessment of the reptiles of Mexico based on the EVS measure. *Amphibian and Reptile Conservation* 7:1-47.

Instructivo para autores Revista Mexicana de Biodiversidad

Condiciones de aceptación. Los manuscritos se recibirán en el entendido de que todos los autores están de acuerdo con su publicación. Los resultados o ideas contenidas en los trabajos deberán ser originales, es decir, que no habrán sido publicados ni enviados simultáneamente a otra revista para su publicación. Tanto los artículos como las notas serán evaluados, al menos, por 2 árbitros anónimos seleccionados por el editor asociado.

Cargos por derecho de página. Las primeras 6 páginas impresas no generarán cargos para los autores; se cobrarán \$450.00 pesos en moneda nacional (para pagos en México) o USD \$40.00 dólares americanos (sólo para pagos en el extranjero) por cada una de las páginas adicionales. Si el autor responsable de la publicación es un estudiante (comprobante requerido) se otorgarán 4 páginas más sin costo.

Cargos por figuras a color. Se cobrará cada página que contenga figuras a color. El autor pagará directamente a la imprenta en una cuenta bancaria indicada por la empresa y el costo será variable y dado a conocer en cada oportunidad.

Proceso editorial. Los trabajos rechazados podrán reconsiderarse sólo por invitación expresa del editor en jefe. Cuando el trabajo haya sido revisado, el manuscrito con los dictámenes de los revisores se enviará a los autores para realizar las modificaciones pertinentes. Si la versión corregida no fuera devuelta en los 3 meses posteriores a la recepción de la revisión, se considerará que el trabajo ha sido retirado para su publicación.

Tipos de publicaciones

Artículos en extenso. Son trabajos originales en español o inglés, sobre sistemática, biogeografía, ecología y/o evolución de taxones americanos.

Listas de especies. Se recibirán listados de especies que incluyan un análisis detallado de la información presentada, siempre y cuando éstos incluyan registros nuevos para la región.

Notas científicas. En este formato se publican trabajos cuya extensión no sobrepase 5 cuartillas, con información concluyente, pero insuficiente para su análisis en extenso; no se aceptarán resultados preliminares. Se considerarán registros nuevos de especies, siempre y cuando se justifique su relevancia ecológica o de impacto como especies invasoras.

Reseñas de libros. Se publicarán reseñas de libros de aparición reciente.

Notas de opinión. Manuscritos cortos (no más de 5 cuartillas) en donde el autor exprese su opinión acerca de temas biológicos de actualidad, siempre que esté sustentada en literatura científica reciente.

Artículos de revisión. Sólo por invitación, se publicarán trabajos que revisen el estado del conocimiento de temas biológicos de actualidad.

Obituarios. Se publicarán sobre biólogos distinguidos.

Instrucciones para los autores

Los manuscritos se enviarán en su versión electrónica (en formato word o rtf) a través de la página:

<http://www.revistas.unam.mx/index.php/bio>

Para información adicional o contacto: Instituto de Biología, UNAM, Revista Mexicana de Biodiversidad. Apartado postal 70-153, C.P. 04510 México, D.F. Tel. (5255) 56 22 91 67; Fax. (5255) 55 50 01 64.

Editor en jefe (Fernando Álvarez): falvarez@ib.unam.mx

Editora técnica (Ma. Antonieta Arizmendi): aarizmen@ib.unam.mx

Árbitros. Los autores propondrán al menos 2 árbitros para la revisión de su manuscrito, para lo cual enviarán el nombre completo, institución de adscripción y dirección de correo electrónico de los candidatos. La elección definitiva de los árbitros estará a cargo del editor asociado.

Antes de someter un manuscrito a la Revista Mexicana de Biodiversidad, el autor deberá cerciorarse de haberlo preparado de acuerdo con las normas editoriales. Para facilitar su seguimiento, deberá cotejarse el manuscrito con esta lista de instrucciones:

☐ Si el manuscrito está escrito en inglés y los autores no son angloparlantes, un experto deberá revisar el uso del lenguaje antes de enviarse a la revista. Se recomienda American Journal Experts:

<http://www.journalexperts.com/>

☐ El manuscrito deberá acompañarse de una carta de presentación en la que se detalle la relevancia de la investigación y la pertinencia de su publicación en esta revista.

- El manuscrito se enviará en formato Word o RTF; los cuadros deberán incluirse al final del texto y las figuras se enviarán en un archivo separado.
- El texto deberá escribirse a doble espacio con todos los márgenes de 25 mm como mínimo.
- La letra deberá ser tipo Times New Roman de 12 puntos a lo largo de todo el manuscrito.
- Deberá dejarse una sangría de 2 cm al inicio de cada párrafo.
- Las palabras no irán separadas en sílabas al final del renglón, ni se justificará el margen derecho.
- No se dejará espacio extra entre párrafos.
- Los renglones del texto y cuadros deberán numerarse consecutivamente.

Nombres científicos

- Los nombres científicos se escribirán completos la primera vez que se utilicen en el texto. Subsecuentemente, el nombre genérico se abreviará, excepto cuando aparezca al principio de una oración, en títulos o encabezados.
- Los nombres científicos deberán escribirse en cursivas, no subrayados.
- Las autoridades y fechas son indispensables sólo en los trabajos de sistemática. En estos casos, sólo se anotarán la primera vez que se mencione el nombre de la especie en el resumen y en el texto.
- Los manuscritos deberán apegarse al Código Internacional de Nomenclatura.
- Los autores y fechas citados como autoridades de nombres científicos no deberán incluirse en la sección de literatura citada.

Artículos en extenso. Los manuscritos deberán escribirse en el formato que a continuación se detalla:

- Las páginas deberán numerarse consecutivamente, iniciando con la página del título.
- *Cornisa o encabezado de página.* Al inicio de la primera página, escribir el apellido de los autores (usar et al. para más de 2) y un título corto del trabajo, que no debe exceder de 60 espacios, incluyendo los blancos; por ejemplo, Gutiérrez et al.- Hirudinidae del Pacífico mexicano.
- *Título.* A continuación, aparecerá el título del artículo en español al inicio del margen izquierdo y en negritas; en renglón aparte, la versión del título en inglés. Si el manuscrito está en inglés, el título en este idioma aparecerá en primer lugar.
- El título debe ser breve y descriptivo; no contendrá nombres de autoridades ni fechas de los nombres científicos.
- En el título, se escribirán con letra los números menores a 11; para el resto del texto se usarán símbolos numéricos para toda cifra, excepto al inicio de la oración en donde se escribirá con letra.
- No se aceptarán trabajos numerados presentados como parte de una serie.
- A continuación, se proporcionarán los nombres de los autores, sin negritas, escribiéndolos al inicio del margen izquierdo de un nuevo renglón, indicando con un asterisco el nombre del autor a quien se enviará la correspondencia.
- En seguida y en un nuevo renglón, se indicarán las direcciones, incluyendo las direcciones electrónicas de todos los autores participantes y señalando con un * la dirección electrónica del autor para correspondencia. Las direcciones se relacionarán con los nombres de los autores utilizando números en superíndice.
- *Resumen.* Debe escribirse un resumen que no exceda de 200 palabras, en español, que contenga objetivo, métodos utilizados, conclusiones e importancia del trabajo.
- Esta sección se iniciará con la palabra “Resumen” al margen izquierdo, con letras negritas y seguida de punto y seguido. El texto deberá iniciarse inmediatamente después, en un solo párrafo, sin subdivisiones y sin citas bibliográficas.
- *Palabras clave.* En línea aparte, se proporcionará un máximo de 8 palabras clave, que no estén incluidas en el título.
- *Abstract.* Todo manuscrito debe incluir una versión en inglés del resumen, así como de las palabras clave (keywords), presentados en la misma forma que en español.
- *Introducción.* El título para esta sección –así como para las de Materiales y métodos, Resultados, Discusión y Agradecimientos– deberá escribirse en negritas, al inicio del margen izquierdo de la página (sin sangría).
- El texto de esta sección debe escribirse sin subdivisiones. En las secciones subsecuentes puede subdividirse; los subtítulos deben ir en cursivas, sin negritas y el texto se iniciará en el mismo renglón.
- *Materiales y métodos.* Esta sección deberá proporcionar la información suficiente para permitir la repetición del estudio.
- *Resultados.* El texto contendrá información nueva y concisa.
- Los datos que se presenten en cuadros y figuras no deben repetirse en el texto.
- Evítese detallar métodos e interpretar resultados en esta sección.
- En los trabajos taxonómicos, el subtítulo “Resultados” se sustituye por “Descripción”.
- Igualmente sin sangría, se inicia el renglón con el nombre científico del taxón en cursivas, con autoridades, fecha y si es el caso, referencia a figuras.
- En el siguiente renglón se inicia el texto de la descripción; seguirá a la descripción un “Resumen taxonómico”, que incluye, localidad, número de acceso de la colección donde se han depositado los ejemplares y en el caso de especies nuevas, etimología.
- En la sección denominada “Comentarios taxonómicos”, que reemplaza la Discusión de otros artículos, se comparan taxones similares o relacionados. Esta secuencia de subsecciones se repite para cada taxón.

- Si en los manuscritos taxonómicos la Descripción no incluye todos los resultados, ésta se incorporará a la sección normal de Resultados.
 - Para el caso de descripción de nuevas especies, deberá depositarse el tipo o paratipos de los nuevos taxa en las Colecciones Biológicas Nacionales, albergadas en el Instituto de Biología de la UNAM.
 - Para el caso de los ejemplares depositados en museos, se requiere indicar los números de acceso para el material tipo y ejemplares consultados (vouchers). Para el caso de tejidos congelados depositados en museos así como de secuencias de ADN depositadas en bases de datos, se deberán incluir también los números de acceso. Para los registros de fotocolecta, se deberá incluir un número de acceso en la Colección de Fotocolectas Biológicas del IBUNAM.
 - Indíquese el número del permiso de recolecta de los ejemplares cuando sea pertinente.
 - *Discusión*. En esta parte se incluirá una interpretación y una explicación de la relación entre los resultados y los conocimientos previos sobre el tema.
 - *Agradecimientos*. Deberán ser concisos. La ética requiere que se consulte previamente a los colegas cuyos nombres se desee incluir en esta sección.
 - *Literatura citada*. Se listará alfabéticamente.
 - Todas las referencias en el texto deberán aparecer en esta sección y viceversa.
 - No se aceptarán citas de estudios o registros no publicados.
 - En el texto se citará de la siguiente manera:
(Aguilar, 2000) o Aguilar (2000)
(Aguilar y Camacho, 2001) o Aguilar y Camacho (2001)
(Aguilar et al., 2002) o Aguilar et al. (2002)
(Juárez, 1954; Aguilar, 2000) —en orden cronológico—
(Juárez, 1954; Aguilar, 2000; Méndez, 2000) —cronológico y alfabético en el mismo año— (Juárez, 1954, 1960, 1960a, 1960b).
- NOTA: No usar cursivas para: et al., nombres de libros o revistas. No usar el símbolo & (ampersand) en ningún caso.**

- En la sección de Literatura citada, las citas que aparezcan en el texto, se anotarán en orden alfabético según los ejemplos que se dan a continuación:

Artículo en revista:

Brailovsky, H. y A. Camacho. 2003. Especies nuevas de Nematopus (Hemiptera: Heteroptera: Coreidae: Nematopodini) centro y sudamericanas. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 74:135-152.

Libro:

Felsenstein, J. 2003. *Inferring Phylogenies*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts. 664 p.

Capítulo en libro:

Hillis, D. M., B. K. Mable, A. Larson, S. K. Davies y E. A. Zimmer. 1996. Nucleic acids IV: Sequencing and cloning. In *Molecular systematics*, D. M. Hillis, C. Moritz y B. K. Mable (eds.). Sinauer, Sunderland, Massachusetts. p. 321-383.

Tesis:

Paredes, E. L. 2000. Fauna helmintológica de *Rana vaillanti* en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 69 p.

Referencias electrónicas:

Wieczorek, J. 2001. MaNIS/HerpNet/ORNIS Georeferencing guidelines. University of California, Berkeley. <http://manis.mvz.berkeley.edu>; última consulta: 5.VII.2009.

- Nótese que los títulos de las revistas no se abrevian, que hay espacios entre las iniciales, y que las referencias electrónicas llevan fecha de la última consulta, después de la dirección.
- *Llamadas y notas*. No se permite el uso de llamadas con notas a pie de página en el texto. En los cuadros pueden incluirse directamente en el que corresponda.
- *Cuadros*. La inclusión de cuadros deberá limitarse a casos en que los datos no puedan incorporarse adecuadamente en el texto.
- Se incluirán al final del texto (después de la sección de literatura citada), se numerarán consecutivamente y en esa misma secuencia se referirán en el texto.
- El encabezado de cada cuadro se incluirá en la parte superior de éste.
- Se evitarán las líneas horizontales en el cuerpo del cuadro; las líneas verticales no están permitidas, y el diseño se hará de manera que no rebase los márgenes de una sola página. No se aceptarán foto-reducciones.
- *Figuras*. Las figuras deberán numerarse siguiendo la secuencia con la que se mencionan en el texto y se enviarán separadamente en un solo archivo en formato PDF o Word, en baja resolución, con la primera versión del trabajo.
- Se recibirán figuras en blanco y negro; las figuras a color generarán un cargo para el autor.
- Todos los pies de figura se agruparán en forma de párrafos, en el orden que están numerados, en la última página del manuscrito. Se iniciará cada párrafo con la palabra “Figura” y el número correspondiente en negritas.

□ No es necesario enviar los originales de las figuras la primera vez que se somete a revisión un manuscrito; sin embargo, las copias deberán tener la calidad suficiente para que los revisores puedan evaluar la figura. Se requerirán los originales cuando el manuscrito haya sido aceptado para su publicación. Sólo entonces se enviará la versión electrónica de las figuras en formato TIFF con una resolución de 600 dpi si se trata de fotografías, y de 1200 dpi si son dibujos, gráficas o mapas.

Notas científicas.

- Al igual que los artículos en extenso, las notas deben incluir cornisa, títulos en español/inglés, nombres de autores y sus datos, un resumen en español y su versión en inglés, así como las palabras clave. Agregar antes de títulos la leyenda "Nota científica" como renglón aparte.
- El texto deberá escribirse de continuo y sin espacio extra entre párrafos.
- Los agradecimientos se pondrán como último párrafo, sin encabezado.
- La literatura citada, cuadros y figuras deberán seguir el mismo formato que en los artículos en extenso.

Ilustración de portada. Se invita a los autores a enviar fotografías relacionadas con el tema de su manuscrito, para que participen en el proceso de selección de la ilustración que se publicará en la portada del número correspondiente.

Guidelines for authors Revista Mexicana de Biodiversidad

Conditions of acceptance. The manuscripts will be received with the understanding that all authors have approved submission. The results or ideas contained in papers must be original, that is, the work has not been published previously or it has not been submitted simultaneously elsewhere for publication. Either articles or notes are evaluated by at least 2 anonymous reviewers selected by the associate editor.

Page charges. First 6 pages are free of charge; authors will be charged \$450.00 pesos (M.N.) and USD \$40.00 (American dollars) for every additional page. If the author responsible for publication is a student (proof doc. required), 4 additional free pages will be authorized.

Color page charges. Authors will be charged for every page with color images/figures. The charge will be directly paid to the printing company through bank deposit. The cost will be variable and it will be indicated to the authors by the technical editor.

Editorial process. Rejected manuscripts will be reconsidered only by editor's in chief invitation. When papers are revised, the manuscript and the reviewers' suggestions will be returned to the author in order to carry out the pertinent modifications. If the last version is not received within 3 months, the paper will be considered with-drawn for publication.

Publications:

Articles. Original papers, in Spanish or English, about systematics, biogeography, ecology and evolution of taxa from the Americas.

Species lists. Will be received only if they include new records for the region and a detailed analysis of the information. Research notes. Brief manuscripts not over 5 pages, with definitive information (preliminary results will not be published) that does not lend itself to inclusion in a more comprehensive article. New species records will be considered for publication, whenever their relevance is justified.

Book reviews. Review of books recently published will be considered.

Points of view. Brief manuscripts not over 5 pages where the author gives his (her) opinion on biological themes of current interest, based on recent scientific literature.

Revision articles. Manuscripts revising the state of knowledge of biological themes of current interest will be received by invitation only.

Obituaries. Distinguished biologists obituaries will be accepted.

Guidelines for authors

The manuscripts must be submitted in electronic version (Word or RTF format) in the web page:

<http://www.revistas.unam.mx/index.php/bio>

For additional contact:

Instituto de Biología, UNAM, Revista Mexicana de Biodiversidad, Apartado postal 70-153, C.P. 04510 México, D.F. Tel. (5255) 56 22 91 67; Fax. (5255) 55 50 01 64

Editor in chief (Fernando Álvarez): falvarez@ib.unam.mx

Technical editor (Ma. Antonieta Arizmendi): aarizmen@ib.unam.mx

Referees. Authors will suggest at least 2 potential referees for their manuscript by sending complete data of the candidates: name, working institution, and e-mail address. The associate editor will be responsible for the final selection of referees.

Before submitting a manuscript to Revista Mexicana de Biodiversidad, authors must be sure to have followed these guidelines. To facilitate manuscript preparation, manuscript must be revised while checking out each point on this list.

- ☐ A cover letter must be sent together with the manuscript explaining the relevance of the research and pertinence of publication in this journal.
- ☐ Manuscript must be saved in a single file Word or RTF format, with tables at the end of text. Figures will be sent on a separate file.
- ☐ Text should be typed double-spaced, with all margins at least 25 mm wide.
- ☐ Type must be Times New Roman 12 point throughout the entire manuscript.
- ☐ Paragraphs will have a 2 cm indentation.
- ☐ Do not use hyphenation, neither justify right-hand margin.
- ☐ Do not leave extra space between paragraphs in the text.
- ☐ All lines and tables must be numbered consecutively.

Scientific names

- ☐ Scientific names must be typed completely for the first time used in the text. Subsequently, the generic name is to be abbreviated, except when it is used at the beginning of a sentence or in headings.
- ☐ Genera and species should be in italics, not underlined.
- ☐ Author and date citations for scientific names are necessary only in systematic works. In these last cases, authors and dates must be specified only the first time the name appears in the abstract and in the text.
- ☐ The manuscripts must become attached to the International Code of Nomenclature.
- ☐ Author and date citations used only as authorities for scientific names should not be included in the Literature cited section.

Articles. The manuscripts must be organized in the following format:

- ☐ Numbering all pages consecutively, beginning with that for the title.
- ☐ *Running head.* Provide in bold letters and at the beginning of the first page, the last names of authors (use et al. for more than two) and a shortened title; the entire running head may not exceed 60 characters and spaces.

Example:

Gutiérrez et al.- Hirudinidae of the Mexican Pacific Ocean.

- ☐ *Title.* If the manuscript is in English, the title in English must appear at the beginning of the left hand margin in bold letters. Provide a Spanish version of the title starting in a new line. If the manuscript is in Spanish, the title in this language should appear first.
- ☐ Titles should be short and descriptive. Do not use author and date citations for scientific names.
- ☐ In the title only, numbers less than 11 are spelled out.
- ☐ Numbers indicating papers in a series will not be accepted.
- ☐ The titles are followed by the authors' names, in regular letters, written in a new line, beginning at the left hand margin. With an asterisk, indicate the corresponding author.
- ☐ Next, in a new line, provide the addresses, including the e-mail addresses of all participating authors, showing: *, the e-mail of the correspondent one. Addresses must be related to the author names using numbers in superscript.
- ☐ *Abstract.* Provide an abstract of the paper that does not exceed 200 words. It must include the objective, methods used, conclusions, and significance of the study.
- ☐ This section is headed with the word "Abstract" at the beginning of the line, in bold letters, ending with a period. Text is run in after the colon, is not subdivided, and does not contain literature citations.
- ☐ *Key words.* In a separate line, provide a maximum of 8 key words, not included in the title.
- ☐ *Resumen.* The manuscript must include a Spanish version of the Abstract, beginning with the word "Resumen", likewise of the key words, formatted in the same style as described above.
- ☐ *Introduction.* The title for this section (also for Material and methods, Results, Discussion, and Acknowledgments) must be typed in bold letters and started at the left hand margin of the page (without indentation).

- Subdivided text will not be accepted in this section. Subsequent sections can be subdivided; subtitles must go in italics, not bold and text must follow in the same line.
- *Material and methods*. Provide enough information to permit repetition of the study.
- *Results*. This section should contain new and concise information.
- Tables and figures are to be used as appropriate, but information herein should not be repeated in the text.
- Avoid detailing methods and interpreting results.
- Taxonomic studies have a particular format, the Results section is replaced by a section headed "Description".
- Start at the left-handed margin of the line with the italicized scientific name of the taxon studied. Authorities, dates and reference to figures follow.
- Initiate the description as a new paragraph. The text is followed with a "Taxonomic summary", that comprises a listing data: the locality, the accession numbers of collections where specimens were deposited, and etymology (in new species cases).
- The taxonomic summary is followed by a "Remarks" section, which replaces the discussion of other articles and gives comparisons to similar or related taxa. This sequence of subsections is repeated for each taxon.
- If in taxonomic manuscripts the description section does not include all of the results, the format outlined is to be incorporated into the usual section of Results.
- In those cases where new species are described, types or paratypes of the new taxa must be deposited in the National Biological Collections hosted by the Instituto de Biología, UNAM.
- Museum accession numbers for appropriate type material and for voucher specimens are required. Frozen tissues deposited in a museum, and DNA sequences included in data bases must provide accession numbers. For photo collection records, accession numbers in Colección de Fotocolectas Biológicas del IBUNAM are required.
- The collecting license number is required in pertinent cases.
- *Discussion*. An interpretation and explanation of the relationship of the results to existing knowledge should appear in this section.
- *Acknowledgements*. They should be concise. Ethics require that colleagues be consulted before being mentioned in this section.
- Literature cited. Citations are arranged alphabetically. All references cited in the text must appear in this section, and vice versa. Citations of unpublished studies or reports are not acceptable.
- Style in the text:
(Aguilar, 2000) or Aguilar (2000)
(Aguilar and Camacho, 2001) or Aguilar and Camacho (2001)
(Aguilar et al., 2002) or Aguilar et al. (2002)
(Juárez, 1954; Aguilar, 2000)—in chronological order—(Juárez, 1954; Aguilar, 2000; Méndez, 2000)—chronological and alphabetical in the same year— (Juárez, 1954, 1960, 1960a, 1960b)

NOTE: Do not use italics for: et al., neither journal or boor names. Do not use ampersand (&) in any case.

- Style in the literature cited section: Journal article:
Brailovsky, H. and A. Camacho. 2003. Especies nuevas de Nematopus (Hemiptera: Heteroptera: Coreidae: Nematopodini) centro y sudamericanas. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 74:135-152.
- Book:
Felsenstein, J. 2003. Inferring Phylogenies. Sinauer, Sunderland, Massachusetts. 664 p.
- Chapter in edited book:
Hillis, D. M., B. K. Mable, A. Larson, S. K. Davies and E. A. Zimmer. 1996. Nucleic acids IV: Sequencing and cloning. In Molecular systematics, D. M. Hillis, C. Moritz and B. K. Mable (eds.). Sinauer, Sunderland, Massachusetts. p. 321-383.
- Thesis or dissertation:
Paredes, E. L. 2000. Fauna helmintológica de Rana vaillanti en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 69 p.
- Electronic references:
Wieczorek, J. 2001. MaNIS/HerpNet/ORNIS Georeferencing guidelines. University of California, Berkeley.
<http://manis.mvz.berkeley.edu>; last access: 5.VII.2009.

- Note that abbreviations are not used for titles of serial publications, that spaces appear between initials, and that electronic references show the date of last access indicated after e-address.
- *Footnotes*. These are not permitted in the text. Those for tables are typed directly under the table to which they pertain.
- *Tables*. Tables are used only to present data that cannot be incorporated conveniently into the text.
- These are included at the end of the text (after literature cited section), numbered in a continuous series and referenced, in sequence, in the text.
- Captions are typed above the data on the same page.

- Avoid horizontal lines in the body of the table; vertical lines are not permitted. Tables must be designed to fit in one page. Photo-reductions are not acceptable.
 - *Figures*. These are numbered consecutively in the same sequence mentioned in the text. All figure captions are to appear consecutively on a separate file (low resolution PDF or Word in the first version of the manuscript).
 - Black and white figures are accepted; color figures may generate a charge for the author.
 - The captions are written in paragraph style, beginning with the word “Figure” and the corresponding number in bold letters.
 - Originals of line drawings are not required for review purposes; provide instead good quality copies in order to be evaluated by reviewers. When manuscript is accepted for publication, the original documents will be required.
- Electronic version of figures should be sent in TIFF format, with a resolution of 600dpi in the case of photographs, and 1200dpi in the case of line drawings.

Research notes.

- Manuscripts are to be organized in the following sequence: research notes have a running head, and “Research note” at the beginning of the first page. Immediately after, provide the title of the note in bold type, names of authors and addresses as described for regular articles, indicating the corresponding author. Notes must include an abstract and key words (both with Spanish version).
- The text is written without sections and without extra spacing between paragraphs.
- Acknowledgements may be given, without heading, as the last paragraph.
- Literature cited, tables, and figures should follow the same format as articles.

Front cover illustration. Authors are invited to send pictures that are related with their manuscript, in order to participate in the front cover illustration selection process.

**Instituto de Biología
Universidad Nacional Autónoma de México**

Director

Víctor Manuel G. Sánchez-Cordero Dávila

Secretario Académico

Atilano Contreras Ramos

Secretaria Técnica

Noemí Chávez Castañeda

La Revista Mexicana de Biodiversidad aparece cuatro veces al año, publicada y distribuida por el Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México. Dirección: Circuito Exterior, Ciudad Universitaria, Del. Coyoacán, C.P. 04510, México, D.F. Tel. 5622-5690. Impresa en los Talleres de S y G, editores. Cuapinol #52, Col. Pedregal de Sto. Domingo, Coyoacán 04369, México, D.F. Tel. 5617-5610; sygeditorespress@gmail.com; sygeditores@prodigy.net.mx. Certificado de Licitud de Título 13420; Certificado de Licitud de Contenido 10993, ambos ante la Comisión Calificadora de Publicaciones y Revistas Ilustradas de la Secretaría de Gobernación. Certificado de reserva de derechos al uso exclusivo (Especie: REVISTA): 04-2009-102819392500-102; Certificado de reserva de derechos al uso exclusivo (Especie: DIFUSIÓN VÍA RED DE CÓMPUTO): 04-2009-102214353400-203 Instituto Nacional del Derecho de Autor. Editor responsable: Fernando Álvarez. Volumen 85, número 2, junio 2014.

Para convenios de canje o donación dirigirse al editor responsable:

Dr. Fernando Álvarez. Revista Mexicana de Biodiversidad. Instituto de Biología, UNAM. Apartado postal 70-153, 04510 México, D.F. Tels. (5255) 56 22 91 67; Fax. (5255) 55 50 01 64. falvarez@ib.unam.mx, o bien, consultar la tienda virtual del Instituto de Biología en el sitio <http://www.etienda.unam.mx/>

Para suscripciones, escribir a Ma. Antonieta Arizmendi: aarizmen@ib.unam.mx

REVISTA MEXICANA DE BIODIVERSIDAD
Volumen 85, número 1, marzo 2014, se terminó de imprimir
en marzo de 2014 en los talleres de S y G editores.
Calle Cuapinol 52, Col. Pedregal de Santo Domingo
Delegación Coyoacán, 04369, México, D.F.
Tel. 5617-5610; sygeditorespress@gmail.com.
La edición consta de 150 ejemplares en
papel bond de 90 g, forros
en cartulina sulfatada de 14 pts.

